



Morphogénèse et élasticité en géométrie mince

Julien Dervaux

► To cite this version:

Julien Dervaux. Morphogénèse et élasticité en géométrie mince. Biophysique [physics.bio-ph]. Université Paris-Diderot - Paris VII, 2010. Français. NNT : . tel-00544143

HAL Id: tel-00544143

<https://theses.hal.science/tel-00544143>

Submitted on 7 Dec 2010

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



UNIVERSITÉ PARIS DIDEROT (PARIS 7)
&
LABORATOIRE DE PHYSIQUE STATISTIQUE DE L'ÉCOLE NORMALE SUPÉRIEURE

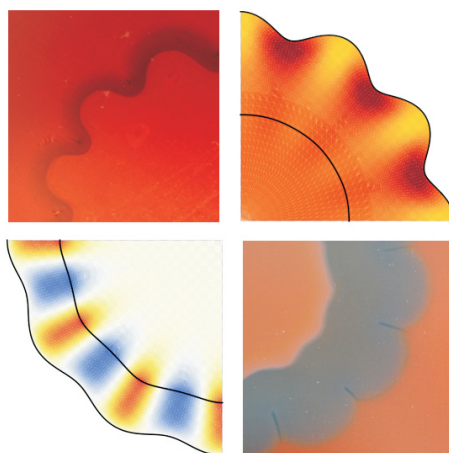
THÈSE DE DOCTORAT

Spécialité: Physique
Ecole doctorale: Matière Condensée et Interfaces

présentée par

JULIEN DERVAUX

MORPHOGENÈSE ET ÉLASTICITÉ EN GÉOMÉTRIE MINCE



Thèse dirigée par MARTINE BEN AMAR

Soutenance prévue le 3 décembre 2010 devant le jury composé de :

M.	ROBERT BEHRINGER	Duke University	(Invité)
M ^{me}	MARTINE BEN AMAR	ENS Ulm	(Directrice)
M.	AREZKI BOUDAUD	ENS Lyon	(Rapporteur)
M.	YVES COUDER	Paris VII	(Invité)
M.	MICHEL DESTRADE	National University of Ireland	(Rapporteur)
M.	MATHIAS FINK	ESPCI	(Président)
M.	NEIL RIBE	Paris XI	(Examineur)

Remerciements

J'aimerais tout d'abord remercier Eric Perez et Jean-Marc Di Meglio, pour m'avoir accueilli respectivement au Laboratoire de Physique Statistique de l'Ecole Normale Supérieure et au Laboratoire Matière et Systèmes Complexes de l'Université Paris VII-Denis Diderot.

Mes remerciements vont ensuite à Mathias Fink pour son soutien depuis le début de cette thèse. Il a généreusement accepté de présider mon jury de thèse et je l'en remercie. Je remercie aussi Daniel Royer et Thomas Coudreau, directeurs successifs de l'Ecole Doctorale Matière Condensée et Interfaces.

Arezki Boudaoud et Michel Destrade ont accepté la lourde tâche de rapporteur et je tiens à les en remercier. Leurs encouragements, remarques et commentaires pertinents ont contribué à l'amélioration de ce manuscrit. Merci également pour leur travaux scientifiques qui ont représenté une importante source de réflexion durant mes recherches doctorales.

Un immense merci à Bob Behringer, Yves Couder et Neil Ribe. Non contents de m'avoir fait l'honneur de participer à mon jury, ils ont tous trois contribué à forger mon goût pour la physique macroscopique. J'ai eu le plaisir de suivre leurs enseignements mais également de travailler avec eux à différentes étapes de ma formation universitaire. Ils n'ont eu de cesse de m'encourager, de me conseiller et de me faire découvrir des problèmes fascinants dont l'esthétique et la richesse physique m'ont convaincu de poursuivre dans cette voie.

Vient enfin Martine Ben Amar. Se contenter de la remercier pour son encadrement ainsi que pour s'être efforcée de me transmettre une partie de son savoir scientifique serait réducteur. C'est avant tout une rencontre humaine incomparable qui laissera une empreinte durable sur ma manière de faire de la recherche et d'appréhender le monde de la physique. Pour ta confiance, ta patience, tes encouragements inlassables, ta curiosité, ton intuition, ta disponibilité, Martine, je ne te remercierai jamais assez.

Merci à tous les membres de l'équipe Physique et mécanique de la matière molle et notamment Pasquale Ciarletta et Martin Müller, deux post-doctorants dont le passage dans le groupe m'a beaucoup apporté, tant scientifiquement qu'humainement. Merci également à Clément Chatelain, Lionel Foret, Oksana Manyuhina et Miguel Trejo ainsi qu'aux membres de l'équipe Dynamique des systèmes hors d'équilibre, Laurent Limat, Adrian Daerr, Antonin Eddi, Julien Moukthtar, Alexis Peaucelle, Guiseppe Pucci et les autres. Leur accueil chaleureux au Laboratoire MSC, les discussions, leur patience face à un théoricien désireux de faire quelques « manips », ainsi que les barbecues sur le toit resteront un excellent souvenir ! Un

grand merci également à Marie-Alice Guedeau Boudeville aka Boubou, probablement la chercheuse la plus enthousiaste et rayonnante que je n'ai jamais rencontrée. Merci, entre autre, pour son aide précieuse sans laquelle les expériences réalisées dans cette thèse n'auraient pas vu le jour.

Merci aux chercheurs et thésitifs du LPS, Daniel Bonn, Anne-Marie Cazabat, Elsa Bayart, Laurent Boué, Julien Chopin, Ulysse Delabre, Basile Gallet, Céline Richard et tous les autres. Merci aussi à Marie Gefflot, Annie Ribaudeau et Nora Sadaoui pour leur bonne humeur et leur patience face à ma totale inaptitude administrative (je ne sais toujours pas remplir un ordre de mission). Merci à Zaïre Dissi, capable de résoudre n'importe quel problème informatique en moins d'une heure, même un dimanche en plein mois d'août.

Merci à Stéphane Douady et Etienne Couturier dont la rencontre récente dans les montagnes du Colorado s'est révélée incroyablement instructive. J'espère avoir le plaisir de travailler un jour avec eux et de profiter de leur inépuisable connaissance du monde végétal. Merci pour ces discussions improvisées, qu'il pleuve ou vente, pour m'avoir poussé malgré moi, et pour avoir joué avec un intérêt non feint le rôle d'« étudiants », sans nul doute les plus doués que je n'aurai jamais.

A mon popa, ma moman, ma sœurette, mes potes et toute ma famille, merci pour tout.

A ma Vio, luv.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS	iii
TABLE DES MATIÈRES	vi
INTRODUCTION	1
1 CROISSANCE ET ÉLASTICITÉ DES TISSUS BIOLOGIQUES	3
1.1 PRÉSENTATION	4
1.1.1 Bref aperçu des cellules et tissus biologiques	4
1.1.2 Le processus de morphogénèse	8
1.1.3 La mise en place d'un cadre théorique	20
1.2 INTRODUCTION AU FORMALISME	22
1.2.1 Cinématique	22
1.2.2 Lois de conservation	26
1.2.3 Formalisme des déformations incrémentales	31
CONCLUSION	33
2 DÉFORMATIONS SPONTANÉES DES CORPS MINCES : DES ALGUES AU PAPIER GONDOLÉ	35
2.1 PRÉSENTATION	36
2.1.1 Objets minces dans la nature	36
2.1.2 Systèmes artificiels minces	40
2.2 LE MODÈLE	42
2.2.1 Formulation du problème	42
2.2.2 Equations d'équilibre	48
2.2.3 Reformulation avec la fonction d'Airy	51
2.2.4 Interprétation	53
2.3 QUELQUES APPLICATIONS	57
2.3.1 Croissance hétérogène : morphogènes et papier trempé	57
2.3.2 Croissance anisotrope : une algue verte modèle	59
CONCLUSION	67
3 L'IMPORTANCE DU CONFINEMENT : DES BRINS D'HERBE AUX MÉLANOMES	69
3.1 PRÉSENTATION	70
3.1.1 Le brin d'herbe et autres exemples de confinement latéral	70
3.1.2 Un autre type de confinement : les structures en feuillets	73

3.1.3	La peau	75
3.2	LA FORMATION DES PRIMORDIA PLUMAIRES DANS L'EMBRYON DU POULET	78
3.2.1	Eléments de biologie	78
3.2.2	Un modèle simple	80
3.2.3	Les limites de l'approche film sur substrat	87
3.3	LES TUMEURS SOLIDES AVASCULAIRES	89
3.3.1	Présentation du problème	89
3.3.2	Le modèle	91
3.3.3	Résultats et discussion	100
	CONCLUSION	111
	ANNEXE DU CHAPITRE 3 : ANALYSE ASYMPTOTIQUE	112
4	ETUDE D'UNE TUMEUR ARTIFICIELLE	115
4.1	PRÉSENTATION	116
4.1.1	Les hydrogels	116
4.1.2	Les gels superabsorbants	117
4.2	L'EXPÉRIENCE	118
4.2.1	Montage de l'expérience	118
4.2.2	Résultats et analyse	126
4.3	CROISSANCE ET GONFLAGE	133
4.3.1	Aspects microscopiques du gonflage	133
4.3.2	Modèle poroélastique	134
4.3.3	Interprétation des résultats expérimentaux	141
	CONCLUSION	146
	ANNEXE DU CHAPITRE 4 : ANALYSE ASYMPTOTIQUE	147
	CONCLUSION GÉNÉRALE ET PERSPECTIVES	149
	A PUBLICATION I	157
	B PUBLICATION II	163
	C PUBLICATION III	179
	D PUBLICATION IV	197
	E PREPRINT I - SOUMIS	209
	LISTE DES FIGURES	248
	LISTE DES TABLEAUX	251
	BIBLIOGRAPHIE	253
	RÉSUMÉ - ABSTRACT	271

Introduction

LES tissus biologiques sont généralement des objets denses, spatialement et structurellement hétérogènes, anisotropes, non linéaires, dynamiques et hors d'équilibre. Grâce à cette complexité, les objets biologiques, en se développant, s'auto-organisent et produisent des structures ordonnées sur une large gamme d'échelles spatiales et temporelles avec une reproductibilité déconcertante. Il n'en fallait pas moins pour que chimistes, physiciens, mécaniciens et mathématiciens emboîtent le pas aux biologistes et se penchent à leur tour sur cet écheveau de processus imbriqués que constitue le phénomène de morphogénèse avec une idée en tête : identifier, quantifier et théoriser les mécanismes qui engendrent ces structures et ces formes.

Cette impulsion fut donnée par D'Arcy Wentworth Thompson et Turing qui, les premiers, ont suggéré que des mécanismes physico-chimiques, en étroite conjonction avec les déterminants biologiques, pouvaient participer à l'émergence de structures universelles dans les objets biologiques. Depuis lors, plusieurs travaux théoriques et expérimentaux sont venus étayer cette hypothèse et il est maintenant clair que le phénomène de morphogénèse est éminemment un problème interdisciplinaire.

Interdisciplinaire certes, mais, comme on le souligne dans le premier chapitre de ce mémoire, c'est avant tout l'échelle d'observation qui détermine les concepts pertinents permettant de rendre compte des résultats expérimentaux. A cet égard, l'échelle macroscopique, qui, dans ce contexte, commence au millimètre, se révèle bien appropriée à l'utilisation des outils développés par la physique jusqu'à l'aube du XIX^e siècle. Ainsi, la description du comportement d'un groupe de cellules fait naturellement appel à des concepts thermodynamiques tels que la tension de surface ou mécaniques tels que les forces et les déformations.

Ces concepts, initialement développés pour décrire le comportement de la matière inerte, doivent néanmoins être adaptés à l'étude de cette « matière complexe active » qu'est le vivant. Dans cet objectif, ce mémoire se propose d'éclairer le couplage entre élasticité et croissance, avec un accent particulier sur le développement des contraintes et des formes dans les objets biologiques minces, libres ou confinés. Cette spécificité géométrique, outre le fait d'être communément observée dans la nature (feuilles, pétales, algues, brins d'herbe, peaux, placodes, mélanomes, biofilms, artères, etc.), présente également un avantage considérable car elle permet l'utilisation d'outils théoriques puissants.

Le premier chapitre de ce mémoire propose une introduction succincte aux tissus biologiques suivie d'un aperçu du phénomène de morphogénèse. On présente quelques exemples de processus fondamentaux qui ont été identifiés à différentes échelles, ce qui nous permet d'introduire les problématiques et les outils spécifiques à l'étude macroscopique de la morphogénèse.

Dans le deuxième chapitre, on développe sur la base de ces outils une théorie permettant de décrire la croissance d'un objet fin dont les deux faces sont libres de toute contrainte. Dans cette limite géométrique, on montre que la croissance possède une interprétation simple et élégante : c'est une source de courbure moyenne et de courbure de Gauss. A titre d'illustration, on étudie à travers deux exemples d'inspiration végétale le rôle des hétérogénéités et de l'anisotropie de la croissance comme sources de déformations spontanées.

Dans le troisième chapitre, on s'intéresse à l'importance du confinement sur la croissance des corps minces et notamment le cas où ceux-ci possèdent une face libre et une face liée à un substrat. Cette situation où les conditions aux bords de l'objet sont maintenant antagonistes restreint fortement les structures atteignables et est à l'origine de comportements physiques riches que l'on explore à travers un modèle mécanique de développement des mélanomes. On montre que ce type de confinement, fréquemment observé dans les tissus animaux, peut être à l'origine d'une importante focalisation des contraintes lors d'un processus de croissance.

Dans la continuité de ce problème, le quatrième chapitre porte sur la réalisation expérimentale d'une tumeur artificielle, construite à l'aide d'hydrogels, capables de gonfler quand on les immerge dans un solvant. A travers cette expérience, on souligne l'importance des contraintes mécaniques dans le développement tumoral et on met en exergue la distinction entre croissance biologique et gonflage. Dans un cadre plus général, cela nous permet de pointer les limites de l'approche théorique développée dans le premier chapitre et de préciser le rôle des hydrogels comme substitut des tissus biologiques.

1

Croissance et élasticité des tissus biologiques

DANS ce chapitre nous définissons le cadre de nos travaux en commençant tout d'abord par le sujet d'étude : les tissus biologiques, ainsi que le phénomène qui nous intéresse : la morphogénèse. Nous discutons les échelles spatiales et temporelles qui caractérisent ce phénomène et sur lesquelles nous nous appuyons tout au long de ce travail. Ce sont ces échelles qui fixent le cadre théorique pertinent et nous permettent par la suite d'introduire le formalisme de la croissance dans les milieux élastiques non linéaires. On présente les notions de configurations, les tenseurs de déformations et de contraintes, la décomposition de Kröner-Lee et les équations de conservation. Le lecteur familier de ce formalisme pourra, s'il le souhaite, se contenter de lire la partie introductive et passer immédiatement au chapitre suivant.

1.1 Présentation

1.1.1 Bref aperçu des cellules et tissus biologiques

Un tissu biologique est un ensemble de cellules, en général distinctes, qui partagent une origine commune et qui concourent pour opérer une fonction biologique précise. Les tissus correspondent à un niveau d'organisation se situant entre la cellule et l'organe, ce dernier correspondant à un regroupement de tissus réalisant une fonction physiologique (locomotion, digestion, reproduction, etc.). Les analyses histologiques révèlent que les tissus biologiques présentent une grande variété de compositions, d'organisations et de fonctions. Néanmoins, au-delà de cette diversité, un trait commun à tous les tissus, qu'ils soient d'origine animale ou végétale, est la présence de cellules et d'une matrice extracellulaire.

1.1.1.1 Quelques éléments d'histologie animale

Structure de la cellule Brièvement, les cellules animales, dont on dénombre environ 200 types chez l'être humain, contiennent un noyau renfermant l'information génétique, baignant dans le cytoplasme lui-même délimité par une membrane plasmique. Le cytoplasme est un mélange d'une phase liquide (cytosol), d'un ensemble d'organites (ribosomes, mitochondries, etc.) et du cytosquelette. Ce dernier est essentiellement un réseau de biopolymères (filaments d'actine, microtubules et filaments intermédiaires), possédant une architecture dynamique capable de réagir à des stimuli en ajustant son orientation, sa densité ou son degré de réticulation. Ces propriétés adaptatives impliquent des interactions complexes avec diverses protéines telles que l'actinine, la taline ou la myosine. La paroi cellulaire ou membrane plasmique, en partie ancrée à ce cytosquelette, est une bi-couche lipidique associée à de nombreuses protéines (intégrines, cadhérines, etc.) qui peuvent représenter jusqu'à environ 50% du poids sec de la membrane et qui font office de portes, tunnels, sites d'ancrage intracellulaire ou de récepteurs moléculaires spécifiques.

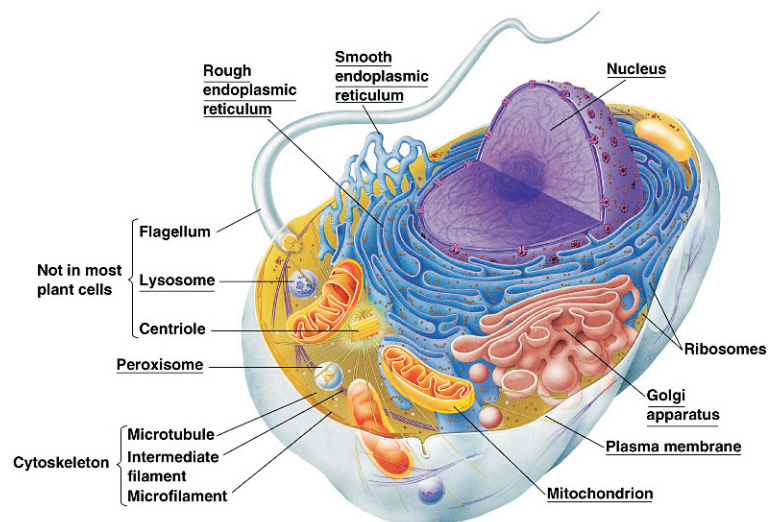


FIGURE 1.1 – Schéma simplifié de la structure d'une cellule animale. Copyright Pearson Education, Inc.

Matrice extracellulaire Les cellules animales sont plongées dans un milieu bioactif gélatineux qu'on appelle la matrice extracellulaire. Celle-ci fournit un environnement mécanique dynamique qui assure à l'édifice stabilité et résilience ainsi qu'un échafaudage permettant

l'ancrage et la locomotion cellulaire. Elle est impliquée dans la régulation du phénotype des cellules et permet la rétention de nombreuses substances chimiques telles que les facteurs de croissance ou les protéases et leurs inhibiteurs ; enfin, elle fournit un environnement aqueux qui permet la diffusion des nutriments, des hormones et des métabolites entre le système capillaire et les cellules. La matrice extracellulaire est essentiellement composée de protéines (notamment du collagène, mais également de l'élastine et de la fibronectine), de polymères de sucre (glycosaminoglycanes) et d'une quantité variable d'eau (dont la rétention est notamment favorisée par la présence des polysaccharides). Tout comme le matériel intracellulaire, le renouvellement de la matrice est assuré par une production continue de ses composants élémentaires par les cellules.

Tissus animaux L'association symbiotique matrice/cellules forme, à plus grande échelle, un agencement structural spécifique appelé tissu biologique qui permet de remplir une fonction précise. A titre d'exemple, les tissus épithéliaux sont essentiellement composés de cellules hexaédriques agencées en une structure compacte, relativement plane, qui leur permet de recouvrir efficacement l'ensemble des surfaces en contact avec l'environnement extérieur afin d'assurer, entre autres, un rôle de barrière en empêchant la pénétration de substances chimiques dans l'organisme et l'évaporation des fluides corporels. A l'opposé, les neurones sont des cellules étoilées, qui, associées aux cellules gliales, permettent l'intégration des stimuli et s'organisent en un réseau complexe appelé tissu nerveux, architecturalement très différent des tissus épithéliaux.

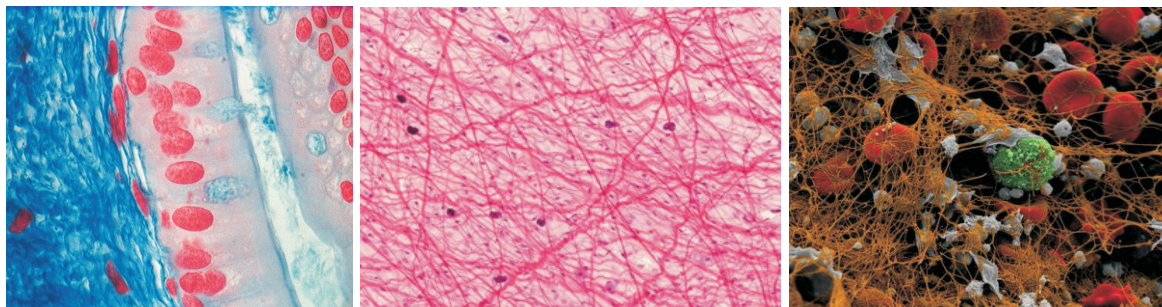


FIGURE 1.2 – Exemples de structure de tissus animaux. Gauche : une coupe du petit intestin d'une salamandre : *Necturus*, image de D. Briggs, Smith College. Centre : Tissu connectif aréolaire. On peut distinguer en sombre les noyaux des fibroblastes, image de A. Notebaert, Univ of Indiana. Droite : image en microscopie électronique colorisée d'un thrombus dans une artère coronaire. En marron des fibrines, en gris des agrégats de plaquettes, en rouge des globules rouges et en vert des leucocytes, image de J. Weisel, Univ. of Pennsylvania.

Si l'on se réfère à leur composition, il y a bien entendu autant de tissus animaux que de types de cellules. Néanmoins, on regroupe traditionnellement les tissus en quatre groupes distincts qui, outre leur origine (au sens du développement d'un organisme), possèdent des caractéristiques morphologiques proches :

- Les *tissus connectifs* sont particulièrement fibreux et contiennent une grande quantité de matrice extracellulaire, offrant une grande mobilité aux cellules (essentiellement des fibroblastes).

- *Les tissus épithéliaux*, à l'inverse, sont constitués de cellules jointives et par conséquent ne contiennent qu'une faible quantité de matrice extracellulaire et peu, si ce n'est pas du tout, de fibres. D'autre part, les cellules épithéliales sont relativement géométriques et, du fait de leur important confinement, peu mobiles.
- *Les tissus musculaires* sont essentiellement constitués de cellules longilignes, les myocytes. Celles-ci contiennent des organites spécifiques, les myofibrilles, qui permettent aux cellules musculaires de se contracter.
- *Les tissus nerveux* constituent le cerveau, la moelle épinière et les nerfs.

1.1.1.2 Structure des végétaux

Cellules végétales Les cellules végétales, tout comme les cellules animales, possèdent également un noyau entouré d'un cytoplasme, le tout étant enveloppé d'une membrane plasmique elle-même confinée par une paroi cellulaire relativement rigide. A l'instar des cellules animales, le cytoplasme contient diverses organites (chloroplastes, chromoplastes, etc.), aussi appelées plastides dans le contexte des plantes. Une spécificité des cellules végétales est de contenir une vacuole, large organe contenant le suc vacuolaire composé d'eau, de glucides et d'ions. La vacuole, en plus de sa capacité à retenir un certain nombre de composés chimiques, possède une fonction homéostatique. En ajustant la composition ionique de la vacuole, la cellule peut, par un processus osmotique, moduler la quantité d'eau qu'elle contient et ainsi se dilater, exerçant une pression sur la paroi cellulaire entourant la membrane plasmique. Cette force est appelée pression de turgescence et joue un rôle primordial dans le fonctionnement et le développement des plantes.

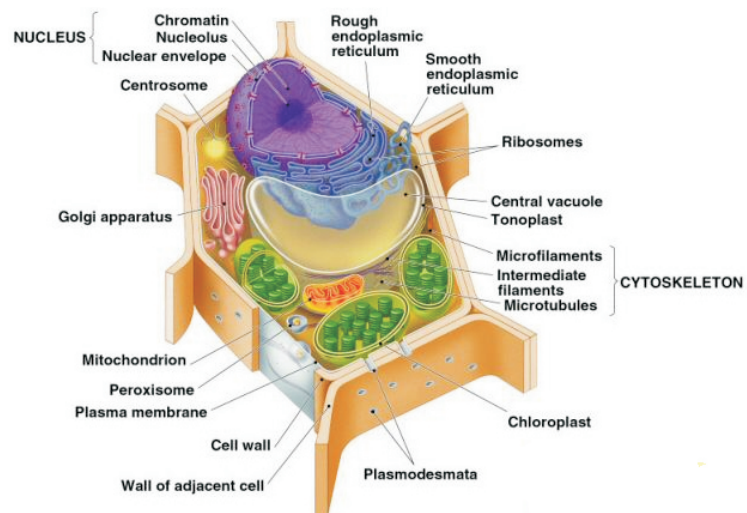


FIGURE 1.3 – Schéma simplifié de la structure d'une cellule végétale. Copyright Pearson Education, Inc.

Paroi cellulaire La paroi des cellules végétales est la matrice extracellulaire des végétaux. Elle permet d'assurer, en association avec la pression de turgescence, une importante solidité et elle contribue par ailleurs à maintenir la solidarité entre cellules. Elle est essentiellement composée de cellulose et de pectines et se forme en plusieurs couches par un mécanisme de dépôts successifs. Si la membrane est partiellement perméable aux petites molécules, les

interactions entre cellules sont également rendues possibles par la présence de plasmodesmes, sortes de canaux reliant les cytoplasmes de cellules adjacentes. Une importante propriété mécanique de la paroi des cellules végétales est d'être maintenue dans un état de tension par la pression de turgescence.

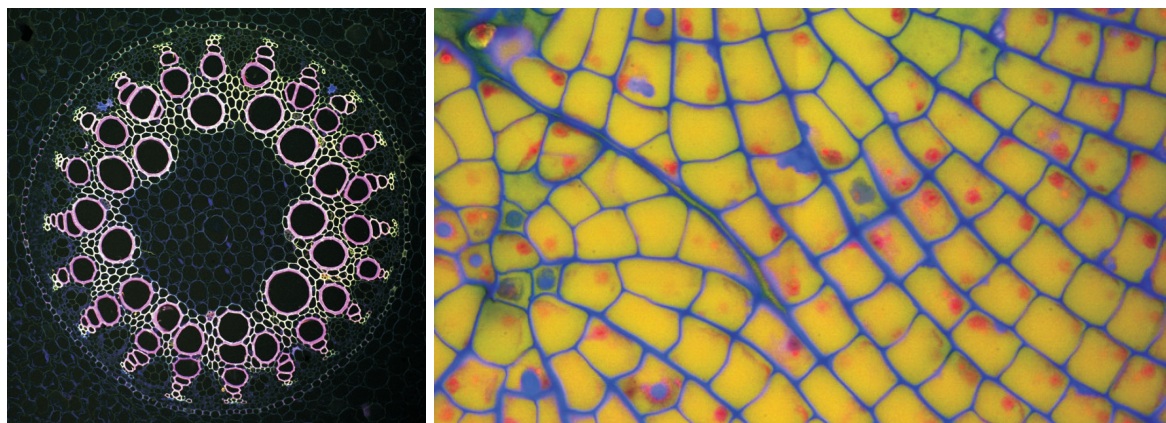


FIGURE 1.4 – Exemples de coupe histologique de tissus végétaux. Gauche : une coupe de la racine d'une asperge. Droite : détail d'une algue verte : *Coleochaete scutata*. Images de Jim Haseloff de l'université de Cambridge.

Histologie végétale Les tissus végétaux, moins diversifiés que leurs homologues animaux, peuvent également être classés en groupes, selon des critères fonctionnels ou structurels. Une classification standard distingue trois familles :

- *Les tissus de revêtement* désignent l'épiderme et le périderme. L'épiderme possède une structure similaire à sa contrepartie animale, à savoir une structure mince, en couches, composée de cellules jointives. Il recouvre l'extérieur de la plante et peut être plus ou moins spécialisé. L'épiderme des feuilles, notamment, est recouvert d'un revêtement étanche appelé cuticule qui limite la transpiration végétale. Les échanges, en particulier gazeux (dioxygène, dioxyde de carbone, vapeur d'eau), entre la plante et le milieu extérieur s'effectuent grâce aux stomates qui permettent également de réguler la pression osmotique des cellules. Chez certains végétaux, l'épiderme cède ultérieurement sa place à un tissu appelé périderme (écorce).
- *Les tissus vasculaires* comprennent le xylème et le phloème qui permettent, respectivement, d'assurer le transport de la sève brute (eau et minéraux) et d'une sève plus raffinée, contenant des sucres produits par la photosynthèse.
- *Les tissus de soutien* recouvrent les parenchymes (tissus majoritaires des végétaux) qui assurent également un rôle de réservoir (eau, gaz, glucide, amidon, etc.) ainsi que les sclérenchymes et collenchymes qui font surtout office de soutien mécanique à la plante.

Tous les tissus vivants, végétaux ou animaux, partagent la capacité de croître et cette faculté se manifeste lors du développement des tissus sains ou lors de pathologies diverses (hypertrophies, tumeurs, etc.).

1.1.2 Le processus de morphogénèse

Comme l'a noté [Taber \(1995\)](#), la morphogénèse est l'ensemble des mécanismes par lesquels un objet vivant modifie sa quantité de matière (croissance) et sa composition (remodelage). La croissance recouvre les processus d'hyperplasie (division cellulaire), d'hypertrophie (élargissement cellulaire), la sécrétion de matrice extracellulaire et le processus d'accrétion sur les surfaces internes ou externes¹. La diminution de matière, aussi appelée atrophie, fait intervenir les phénomènes de mort cellulaire, de réduction du volume individuel des cellules et de résorption. Le remodelage est un phénomène distinct qui désigne les changements des propriétés physiques des constituants d'un objet biologique.

La manière dont les cellules se divisent et se différencient est régulée par de nombreux facteurs depuis la génétique jusqu'aux conditions atmosphériques (le vent, la gravité ou l'exposition solaire) en passant par les propriétés physico-chimiques de l'environnement des cellules. Ces stimuli, dont la multiplicité n'a d'égale que l'extraordinaire diversité des formes et des fonctions des objets biologiques, se combinent pour déterminer un programme de différenciation et de prolifération propre à chaque cellule. La réalisation de ce programme de croissance biologique implique une chaîne de transduction depuis l'information génomique contenue à une échelle intracellulaire jusqu'à une échelle macroscopique ([Green 1996](#)). Chaque étape de cette cascade de processus, dont on donne ici quelques exemples, est associée à des échelles spatio-temporelles caractéristiques.

1.1.2.1 Quelques aspects biochimiques 1 ~ 100 nm

Il a fallu attendre la fin des années quatre-vingt pour que les efforts combinés de plusieurs communautés scientifiques, associés à des progrès majeurs dans les domaines de l'imagerie et de la génétique, permettent des avancées considérables dans la compréhension des aspects biochimiques de la morphogénèse. A titre d'exemple, on expose ici trois mécanismes moléculaires fondamentaux pour la morphogénèse. L'échelle de longueur qui caractérise ces recherches peut être crument associée à l'intervalle de taille des protéines (1 ~ 100 nm).

Morphogènes et plan de croissance Il a été envisagé il y a environ quarante ans par [Wolpert \(1968\)](#) que le processus de morphogénèse pouvait être partiellement contrôlé par des substances chimiques appelées morphogènes, définies comme des molécules diffusant au sein des tissus et induisant des réponses cellulaires spécifiques telles que la prolifération, la différenciation ou l'adhésion (voire une combinaison de ces réponses) en fonction du gradient de leur concentration. La première molécule identifiée comme morphogène fut la protéine Bicoid (Bcd), codée par le gène éponyme ([Driever et Nüsslein-Volhard 1988a;b](#)). Bcd est un facteur de transcription sécrété dans l'embryon de la mouche *Drosophila melanogaster* qui est, à ce stade, un syncytium, c'est-à-dire que les noyaux se divisent mais baignent dans le même cytoplasme. La sécrétion de la protéine Bcd étant locale (pôle antérieur), un gradient de concentration apparaît. [Driever et Nüsslein-Volhard \(1988b\)](#) ont montré que ce gradient était nécessaire pour induire la polarisation antéro-postérieure de la drosophile.

1. Le type de croissance dépend du tissu considéré. Alors que les tissus durs, tels que les os ou les dents, croissent par accrétion, les tissus mous sont caractérisés par une croissance volumétrique.

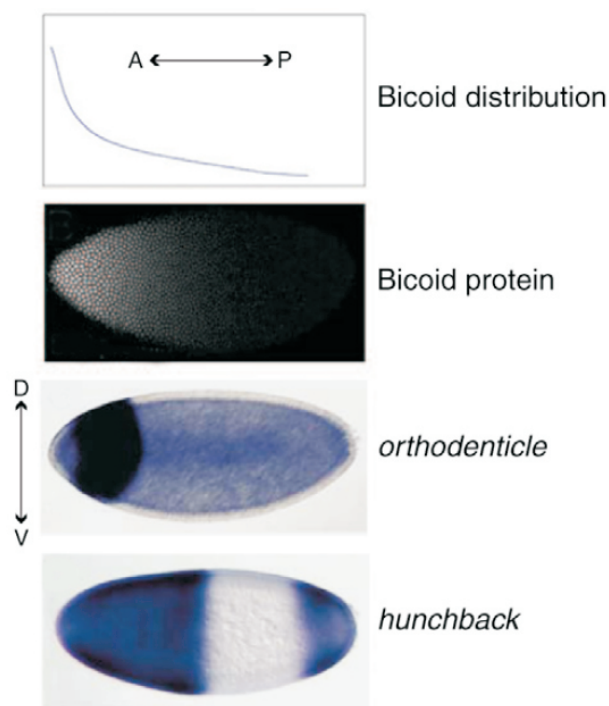


FIGURE 1.5 – Distribution de la protéine Bcd et expression des gènes *Orthodenticle* et *Hunchback* dans l'embryon de la drosophile. A, P, D et V désignent respectivement Antérieur, Postérieur, Dorsal et Ventral. La figure est tirée de Ochoa-Espinosa et al. (2005).

Le facteur de transcription Bcd se lie à l'ADN des cellules et active la transcription sélective des gènes *Orthodenticle* ou *Hunchback*, en fonction du seuil atteint par sa concentration (élevée ou basse, respectivement) (Driever et Nüsslein-Volhard 1989, Struhl et al. 1989). Cette transcription sélective induit la formation de plusieurs régions de cellules différenciées. Une propriété très intéressante des morphogènes, bien illustrée sur la figure 1.5, est la capacité d'induire des régions d'expression cellulaire particulièrement bien délimitées dans l'espace. Cette propriété, ainsi que la robustesse du système face au bruit de l'information transmise par les morphogènes, est par ailleurs une question activement étudiée (Houchmandzadeh et al. 2002, Crauk et Dostatni 2005, Jaeger et Martinez-Arias 2009). Ces découvertes ont suscité un sursaut d'intérêt pour l'étude de l'établissement des structures spatiales et ont conduit à la découverte de molécules similaires dans d'autres processus développementaux, tels que la formation des ailes de la drosophile ou du tube neural des verté-

brés (Tabata et Takei 2004, Dessaud et al. 2008). Pour plus de détails sur les morphogènes, le lecteur pourra consulter le cours du Collège de France de Alain Prochiantz et les références suivantes (Wolpert 1996, Rogulja et Irvine 2005, Ashe et Briscoe 2006).

Facteurs de croissance Pour qu'une molécule entre dans la catégorie très restreinte des morphogènes, elle doit essentiellement remplir trois critères que sont : (i) l'établissement d'un gradient de concentration, (ii) une action directe sur les cellules individuelles et (iii) une régulation directe de l'expression génétique dépendante de la concentration en morphogène (Benkova et al. 2009). Si l'on ajoute à cette définition contraignante l'existence de seuils pour la sélection d'un programme de développement, assez peu de molécules entrent dans cette catégorie, du moins à l'heure actuelle. Néanmoins, une autre grande classe de molécules, les facteurs de croissance, est impliquée dans la régulation de la morphogénèse. Le plus célèbre d'entre eux, le facteur de croissance épidermique (Epidermic Growth Factor, abrégé EGF en anglais), est une hormone protéique soluble incapable de traverser la membrane plasmique des cellules (contrairement à Bcd par exemple). Pour induire une réponse cellulaire, l'EGF se fixe à un récepteur (Epidermic Growth Factor Receptor - EGFR) spécifique, dit à activité tyrosine-kinase qui va amorcer une chaîne de transduction qui induit divers changements biochimiques au sein de la cellule (Carpenter et Cohen 1990). Ultiment, des facteurs de

transcription sont activés et accélèrent la multiplication cellulaire ainsi que l'expression de certains gènes (dont celui responsable de la synthèse de l'EGFR, créant ainsi une rétroaction positive). Contrairement à ce que son nom indique, l'EGF est impliqué dans de nombreux tissus et joue un rôle majeur dans la prolifération, la différenciation et la survie cellulaire.

Aperçu de l'apoptose Dans les deux paragraphes précédents, on a essentiellement abordé les facteurs moléculaires associés à la prolifération. Cependant, la mort cellulaire programmée, ou apoptose, joue également un rôle important dans le processus de morphogénèse. Le paradigme de ce type de mécanisme est la formation des membres et plus particulièrement des doigts chez les mammifères (Chen et Zhao 1998). Si ceux-ci se développent initialement sous la forme d'une moufle, les cellules mésenchymales interdigitales, sous l'action des protéines morphogénétiques osseuses (Bone Morphogenetic Proteins - BMPs), appartenant à une autre grande classe de facteurs de croissance, entament un programme de mort cellulaire qui permet la séparation des doigts (Yokouchi *et al.* 1996, Guha *et al.* 2002).

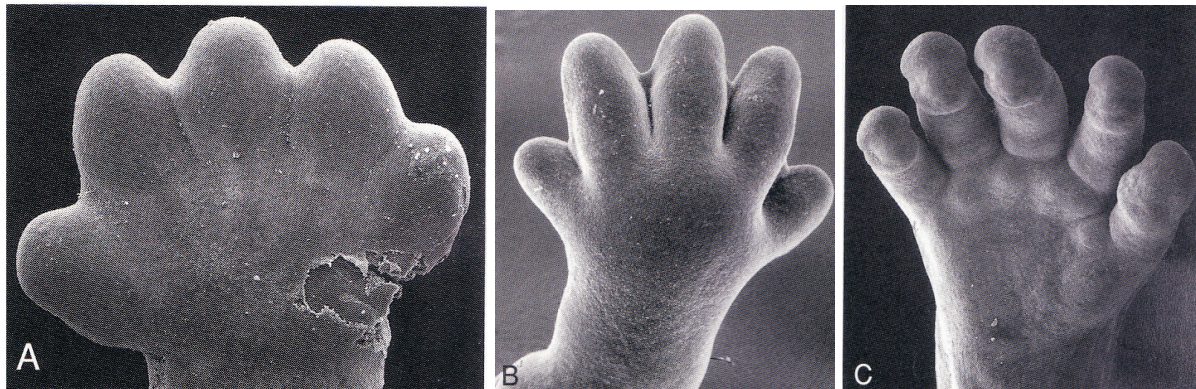


FIGURE 1.6 – Illustration du rôle de l'apoptose dans le développement des doigts chez l'être humain, figure tirée de Sadler (1995). Des membres apparaissent aux alentours de la quatrième semaine après fertilisation. A. A la sixième semaine, les extrémités des membres s'aplatissent pour former les mains et les pieds. B. Au quarante-huitième jour, certaines cellules des mains et des pieds entament un processus d'apoptose. C. La séparation des doigts est complète cinquante-six jours après fertilisation.

1.1.2.2 A l'échelle de la cellule $1 \sim 100 \mu\text{m}$

Durant le processus de morphogénèse, chaque cellule doit intégrer l'information reçue par les signaux moléculaires évoqués ci-dessus pour amorcer un programme de morphogénèse spécifique. Le répertoire des comportements cellulaires possibles inclut la prolifération, la croissance, l'atrophie, la mort, la déformation et la différenciation. Néanmoins, la réalisation d'un programme spécifique peut être entravée par l'environnement mécanique de la cellule. Ainsi, l'adhésion avec les cellules voisines ou l'encombrement cellulaire peuvent gêner la dilatation (ou inversement freiner l'effondrement) ainsi que les déformations des cellules. Il est donc clair qu'il existe un couplage, dès l'échelle cellulaire, entre les propriétés mécaniques et les déterminants intracellulaires. Conceptuellement, il pourrait sembler satisfaisant d'expliquer ce couplage exclusivement en termes de mécanismes moléculaires en décrivant

simultanément la dynamique de la membrane, des filaments du cytosquelette et des protéines impliquées dans l'adhésion intercellulaire. Néanmoins, si cela est envisageable pour une cellule isolée et permet d'apporter un éclairage certain sur divers mécanismes observés à l'échelle cellulaire comme on va le voir, ce type de procédure (dynamique moléculaire) reste relativement complexe et difficile à implémenter à l'échelle d'un tissu. Alternativement, on verra que l'introduction de concepts appropriés à l'échelle d'observation permet, dans une certaine mesure, de rendre compte de l'agencement et de l'évolution morphologique d'un petit nombre de cellules. On donne ici quelques exemples de mécanismes cellulaires impliqués dans la morphogénèse, ainsi que les hypothèses moléculaires avancées pour expliquer ces phénomènes.

Mécano-transduction La mécano-transduction est un mécanisme qui permet à une cellule de convertir un stimulus mécanique en activité chimique. Ce phénomène, relativement bien étudié, est impliqué dans divers processus physiologiques ou développementaux. [Farge \(2003\)](#) a notamment montré que la stimulation mécanique de l'embryon de la drosophile stimulait l'expression du gène *Twist*, c'est-à-dire la concentration de la protéine éponyme codée par ce gène, et augmentait également la concentration en β -caténine. Une conséquence de l'hyperexpression de ces molécules est le blocage du développement de l'embryon.

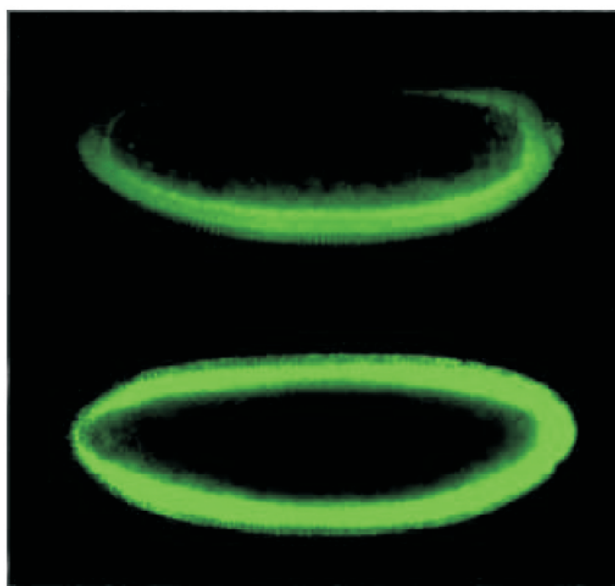


FIGURE 1.7 – Influence des contraintes mécaniques sur l'expression du gène *Twist* dans l'embryon de la drosophile. Haut : en situation normale, le gène est uniquement exprimé dans la région ventrale de l'embryon. Bas : lorsque l'embryon est placé entre deux lames et contraint mécaniquement, le gène est exprimé également dans la zone dorsale. La figure est tirée de [Farge \(2003\)](#).

Les mécanismes moléculaires permettant de convertir les stimuli mécaniques sont, tout comme les réponses cellulaires possibles, multiples ([Huang *et al.* 2004](#)). Le type de mécanisme le plus étudié est probablement celui des canaux ioniques mécanosensitifs. Parmi ceux-ci, les canaux à large conductance et faible sélectivité, les MscL, sont sensibles à la tension de la membrane cellulaire. Il a été montré ([Hamill et Martinac 2001](#)) que la probabilité d'ouverture du canal augmente très fortement lorsque la tension dans la membrane atteint environ 10^{-2} Pa.m, soit une valeur assez proche de la tension de rupture de la membrane ($\sim 6 \times 10^{-2}$ Pa.m). Cela indique que ces canaux pourraient jouer le rôle de soupape de sécurité, en cas de choc osmotique violent par exemple. Un second mécanisme de mécanotransduction, moins bien compris, est le changement de conformation de certaines protéines en réponse à une contrainte mécanique. Ainsi les sites cryptiques (cachés dans le repliement de la protéine) de la fibronectine peuvent être exposés par un étirement de la protéine, induisant la formation de fibrilles ([Craig *et al.* 2001](#)).

tiques (cachés dans le repliement de la protéine) de la fibronectine peuvent être exposés par un étirement de la protéine, induisant la formation de fibrilles ([Craig *et al.* 2001](#)).

Transition épithélio-mésenchymateuse et gastrulation Un premier exemple du rôle important de l'adhésion cellulaire dans la morphogénèse est donné par le processus de transition épithélio-mésenchymateuse (TEM), observé notamment lors de la gastrulation (une des étapes initiales de l'embryogénèse animale), mais également impliqué dans le développement de diverses pathologies comme la fibrose ou la progression des carcinomes (Thiery 2003). La TEM est un mécanisme fondamental qui permet à une cellule épithéliale, initialement piégée dans une couche de cellules jointives, de se désolidariser de son tissu originel en modulant l'intensité de son adhésion avec les cellules voisines afin d'acquérir une certaine mobilité. Cette transition implique une réduction de la production des E-cadherines, protéines transmembranaires responsables de la cohésion cellulaire dans les tissus épithéliaux. Cette diminution de l'adhésion est contrôlée par les facteurs de croissance des fibroblastes (Lee *et al.* 2006). Les cellules ainsi désolidarisées sont alors déplacées sous l'effet de forces mécaniques. Durant la gastrulation par exemple, la constriction apicale (à l'extérieur de la blastula, illustrée en rose dans la figure 1.8), génère des forces compressives qui vont éjecter les cellules mésenchymateuses vers l'intérieur de la blastula.

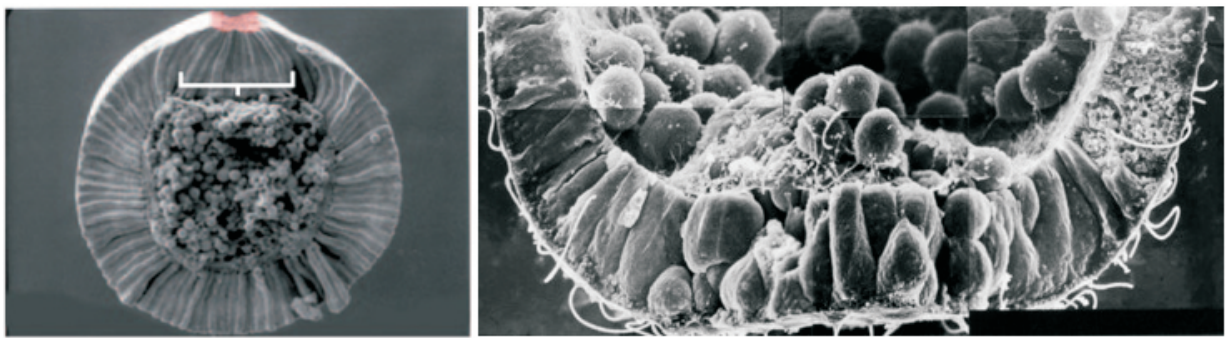


FIGURE 1.8 – Images en microscopie électronique illustrant la transition épithélium-mésenchyme. A gauche : illustration de la compression apicale lors de la gastrulation de l'embryon chez *Drosophila melanogaster* (image reproduite depuis Lecuit et Lenne (2007)). A droite : observation de l'ingression des cellules mésenchymateuses depuis le tissu épithélial vers l'intérieur de la blastula du *Lumbriculus variegatus*. On note que les cellules mésenchymateuses, une fois libérées de la couche épithéliale, retrouvent une forme approximativement sphérique. Photo du Dr. John Morrill, Univ. of South Florida.

Adhésion et ségrégation Un second exemple intéressant illustrant l'importance de l'adhésion à l'échelle de la cellule est celui de la ségrégation observée dans une mixture de cellules d'origines différentes, mise en évidence par une série d'expériences réalisées par Townes et Holtfreter (1955). En exploitant la possibilité de dissocier les tissus amphibiens en cellules individuelles en les plongeant dans une solution alcaline, ils ont préparé plusieurs suspensions de cellules issues des différents feuilletts embryonnaires d'une neurula (phase embryonnaire caractérisée par l'apparition du tube neural).

Par la suite, ils combinèrent deux ou trois de ces suspensions de cellules qui, rapidement, forment un agrégat de cellules dont ils suivirent l'évolution. Tout d'abord un phénomène de ségrégation spatiale s'opère. Lorsque des cellules du futur épiderme sont mélangées à des cellules issues de la plaque neurale, ces dernières migrent à l'intérieur de l'agrégat tandis que

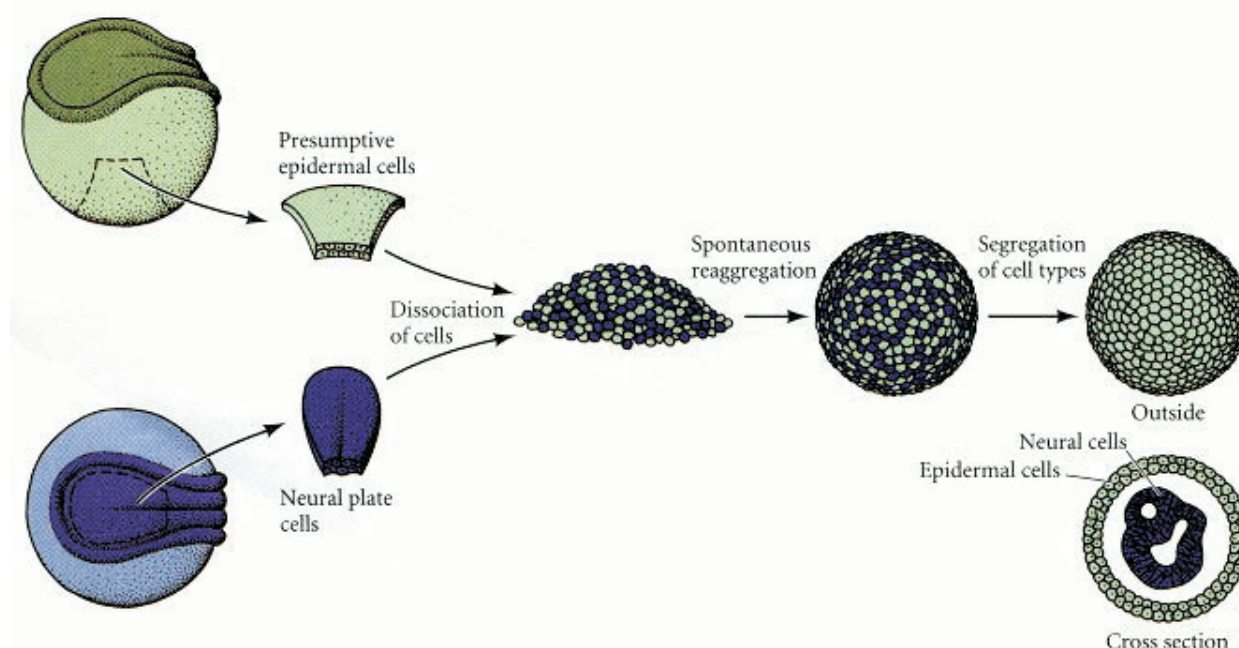


FIGURE 1.9 – Schéma illustrant l'expérience de [Townes et Holtfreter \(1955\)](#) sur la ségrégation de cellules issues de neurulas d'amphibiens. Les futures cellules de l'épiderme, issues d'un embryon coloré, et les futures cellules nerveuses, issues d'un embryon non pigmenté, sont dissociées puis mélangées. L'ensemble se réaggrège puis les cellules entament un processus de ségrégation, formant deux phases distinctes.

les cellules de l'épiderme forment une couche englobant l'agrégat. La procédure est illustrée dans la figure 1.9. Dans un deuxième temps, en explorant différentes combinaisons de cellules, ils purent montrer que les cellules se réaggrègent dans une configuration reflétant leur position dans l'embryon. Ces expériences ont par la suite motivé d'importants travaux théoriques et notamment l'hypothèse de l'adhésion différentielle, proposée par [Steinberg \(1964\)](#). Selon cette hypothèse, les cellules interagissent et se déplacent afin de former un agrégat minimisant leur énergie interfaciale. Ainsi, des cellules d'origines distinctes opèrent une ségrégation si elles possèdent des affinités homotypiques et hétérotypiques différentes, ce qui a été en partie confirmé expérimentalement ([Foty et Steinberg 2005](#)). Cette hypothèse permet de rendre compte qualitativement des expériences de Townes et Holtfreter. Néanmoins, même si ce processus de ségrégation peut être partiellement compris en invoquant des arguments moléculaires, comme la densité et la spécificité de protéines d'adhésion telles que les cadhérines, ces derniers ne suffisent pas pour expliquer totalement le phénomène et une compréhension profonde du processus d'adhésion cellulaire implique de prendre en compte la conformation (dynamique) du cortex d'actine ([Drees et al. 2005](#)). Cela peut se comprendre en remarquant que de nombreuses protéines de surface transmembranaires sont en fait reliées au cortex d'actine au niveau de la face interne de la membrane plasmique.

Dans le même esprit, on peut également mentionner les travaux de [Hayashi et Carthew \(2004\)](#), qui ont établi un parallèle entre les configurations d'un agrégat de cellules et celles d'un agrégat de bulles de savon. Cette belle analogie prolonge les travaux de Townes et Holt-

freter. En étudiant la structure de l'épithélium tapissant la rétine de la drosophile, ils ont pu mettre en avant un phénomène de ségrégation entre les cônes et les cellules pigmentées. Les cônes se regroupent en amas de une à six cellules et sont entourés de cellules pigmentées. L'agencement des cônes, et notamment de leur paroi cellulaire, montre une similarité frappante avec un groupe de bulles de savon, illustrée sur la figure 1.10. D'autre part, les auteurs ont pu mettre en évidence que la cohésion de l'épithélium de la rétine de la drosophile était contrôlée par les N- et E-cadhérines et que le regroupement d'îlots de cônes au sein des cellules pigmentées était lié à une expression différentielle des N-cadhérines entre ces différents types de cellules.

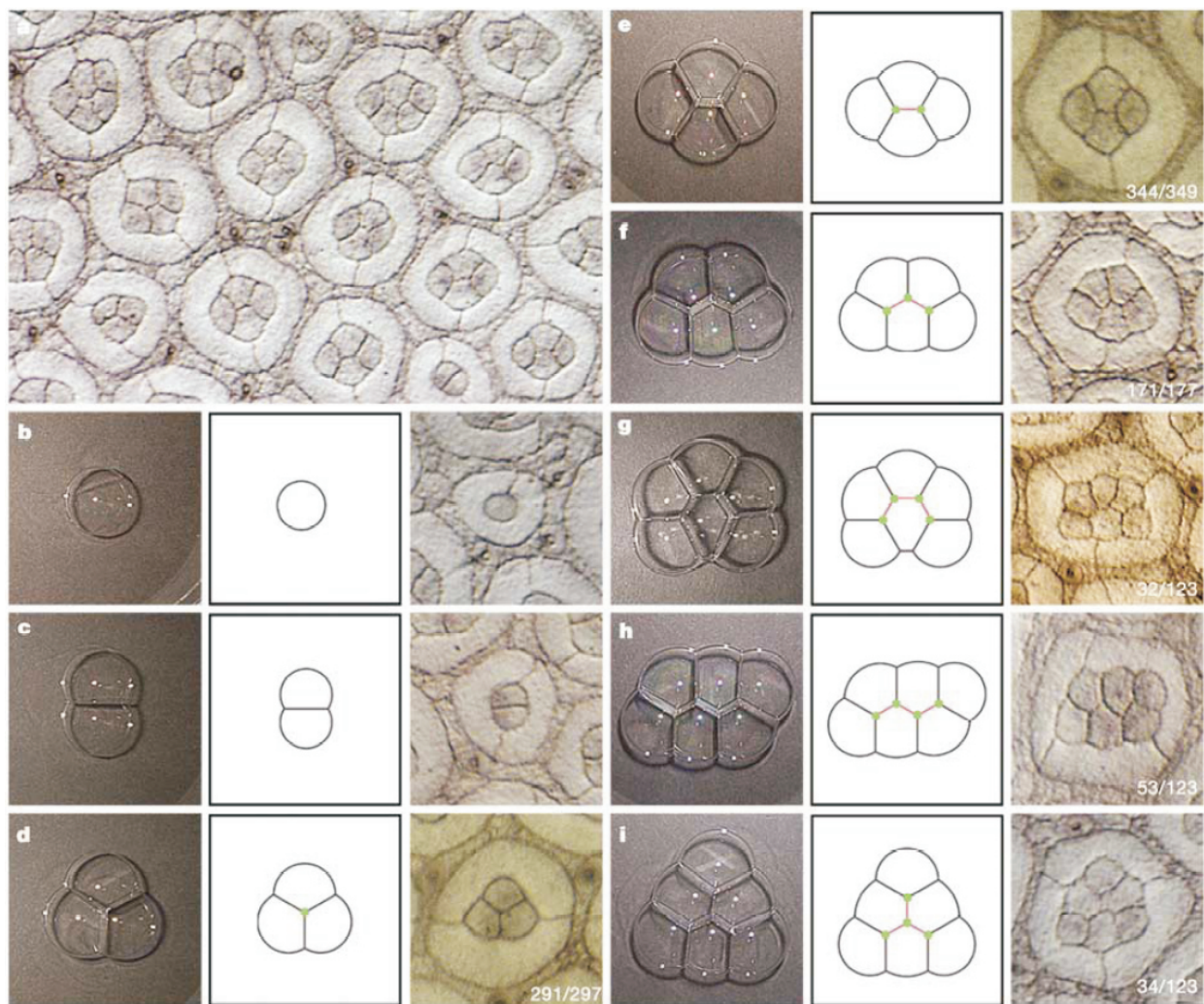


FIGURE 1.10 – Figure tirée de Hayashi et Carthew (2004). (a) Epithélium de la rétine de *Drosophila melanogaster* montrant l'agencement des cônes et des cellules pigmentées. (b)-(i) Détails des différentes configurations observées pour un amas de un à six cônes. Pour les groupes de six cônes (g), (h) et (i), trois possibilités sont possibles et observées.

Division cellulaire et tension de surface Jusqu'ici nous avons surtout évoqué des exemples tirés du développement des animaux. Néanmoins, les plantes offrent également des exemples frappants qui illustrent l'utilité de concepts simples, conceptuellement dans la continuité de l'hypothèse de l'adhésion différentielle introduite dans le paragraphe précédent. Deux règles extrêmement simples s'avèrent particulièrement utiles pour décrire les divisions cellulaires des cellules végétales. La règle de Sachs stipule qu'une cellule se divise pour former deux cellules filles de même taille. La règle d'Errera (Errera 1888), formulée il y a plus d'un siècle, stipule que les nouvelles parois formées lors des divisions se comportent comme des films de savon. Une conséquence de ces hypothèses est que les nouvelles parois doivent minimiser leurs aires en respectant deux contraintes : les nouvelles parois doivent être perpendiculaires aux anciennes et posséder une courbure constante.

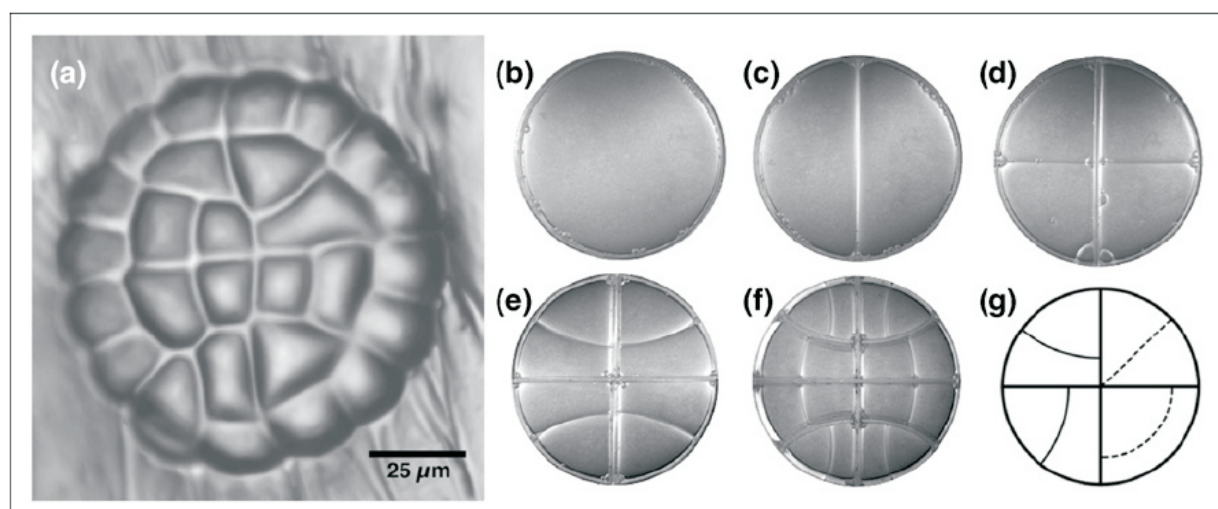


FIGURE 1.11 – Analogie entre la division cellulaire végétale et l'agencement de bulles de savon, figure issue de Dumais (2007). A gauche : trichome glandulaire de la Dionée attrape-mouche. Droite : agencement d'un nombre croissant (1,2,4,8,16) de bulles de savon contraintes dans un récipient cylindrique. La dernière figure en bas à droite indique les divisions possibles, entre les étapes à 4 et 8 bulles, respectant l'égalité de taille entre deux cellules filles. Les divisions tracées en pointillés indiquent des possibilités qui sont plus rarement observées car la taille des parois n'est pas minimale.

Ces deux règles simples ont été utilisées par D'Arcy Thompson pour expliquer une succession complexe de divisions cellulaires. Dumais (2007) a récemment étendu cette analyse de D'Arcy et a montré (voir figure 1.11) qu'un nombre croissant de bulles de savon confinées dans une boîte circulaire adoptait une série de configurations s'approchant progressivement de la structure d'un trichome glandulaire, appendice végétal situé sur la face adaxiale (la plus exposée à la lumière) de la feuille de la Dionée attrape-mouche (*Dionaea muscipula*). Bien entendu, les cellules végétales ne sont pas des bulles de savon et des mécanismes intracellulaires sont responsables de ce comportement. L'hypothèse avancée est que les câbles irradiant du futur noyau avant la mitose sont maintenus sous tension par le cytosquelette et s'organisent dans le plan cellulaire d'aire minimale (Lloyd 1991).

1.1.2.3 Au-delà du millimètre, l'échelle macroscopique ?

On a brièvement exposé dans les paragraphes précédents plusieurs facettes du phénomène de morphogénèse et l'on a vu que l'échelle spatiale d'observation soulève des problématiques spécifiques et détermine les lois physiques qui président aux processus observés. A l'échelle moléculaire, les effets thermodynamiques dominent et la chimie est l'outil pertinent pour la compréhension des observations. Les recherches se focalisent essentiellement autour de l'identification et la quantification des processus biochimiques régulant la prolifération, la mort et la différenciation cellulaire. Lorsque l'on passe à une échelle cellulaire, les interactions moléculaires se moyennent spatialement et d'autres concepts physiques émergent naturellement. Ainsi l'utilisation de concepts mécaniques comme les forces et les déformations ou thermodynamiques comme la tension de surface apporte des réponses élégantes à des processus d'adhésion ou de division cellulaire, intrinsèquement complexes. L'idée que la physique joue un rôle dans le développement des tissus vivants n'est pas nouvelle. L'étape cruciale qui a permis des avancées importantes dans ce domaine est le positionnement de [D'Arcy Thompson](#) qui, dans un manifeste sur le rôle de la mécanique dans le développement biologique, suggère que l'évolution seule ne permet pas d'expliquer les formes macroscopiques et souligne que les objets vivants sont soumis aux lois de la physique, au même titre que la matière inanimée. Cette idée est poétiquement résumée dans la citation suivante :

"The waves of the sea, the little ripples on the shore, the sweeping curve of the sandy bay between the headlands, the outline of the hills, the shape of the clouds, all these are so many riddles of form, so many problems of morphology, and all of them the physicist can more or less easily read and adequately solve : solving them by reference to their antecedent phenomena, in the material system of mechanical forces to which they belong, and to which we interpret them as being due ... Nor is it otherwise with the material forms of living things. Cell and tissue, shell and bone, leaf and flower, are so many portions of matter, and it is in obedience to the laws of physics that their particles have been moved, moulded and conformed."

Pour nuancer quelque peu la position de [D'Arcy Thompson](#), on peut souligner que les processus s'opérant à différentes échelles sont très fortement corrélés et que les lois de la mécanique, essentiellement mises en place pour décrire la matière inerte à l'échelle macroscopique, doivent nécessairement être adaptées pour rendre compte des spécificités du monde vivant. Dépassons maintenant les échelles moléculaires et cellulaires pour s'intéresser à la description macroscopique de la morphogénèse qui est le véritable sujet de ce mémoire. La question centrale est la suivante : comment les programmes de croissance de chacune des cellules se combinent-ils collectivement pour conduire à des formes macroscopiques reproductibles ? Cette problématique, dont l'étude fut amorcée il y a près d'un siècle, reste particulièrement féconde et constitue un thème de prédilection de la recherche en biophysique. Comme on l'a vu en passant de l'échelle moléculaire à l'échelle cellulaire, les structures formées par un petit groupe de cellules, si elles peuvent se comprendre qualitativement sur la base d'arguments moléculaires, nécessitent le développement de concepts appropriés pour pouvoir en fournir une description quantitative. Cela est d'autant plus vrai lorsque l'on passe à l'échelle d'un tissu ou d'un organe. D'autre part, si les effets de surface tendent à dominer à

l'échelle cellulaire, ceux-ci s'estompent au profit des forces de volumes lorsque l'on atteint une échelle tissulaire. On propose ici quelques exemples illustrant l'approche macroscopique de la morphogénèse. Cela nous permet d'introduire les concepts fondamentaux, nécessaires à une description quantitative de la croissance à cette échelle, tout en soulignant leurs connections avec les processus microscopiques.

Croissance différentielle et contraintes résiduelles Un des paradigmes de la morphogénèse macroscopique est le développement des artères. Les artères sont des structures tubulaires stratifiées possédant trois couches : intima, media et adventive. Lorsque l'on coupe une section d'artère perpendiculairement à l'axe de l'artère on obtient un anneau pour lequel on peut considérer que les contraintes perpendiculaires au plan de la section sont nulles. Si maintenant on coupe radialement cet anneau, celui-ci s'ouvre rapidement. Ce phénomène intrigant a été quantifié expérimentalement (Chuong et Fung 1983, Vaishnav et Vossoughi 1983) et révèle la présence de contraintes internes persistant même en l'absence d'un forçage extérieur. Cette observation a conduit à un grand nombre d'études théoriques et expérimentales (Omens et Fung 1990) visant à mesurer ces contraintes dites résiduelles pour divers organes et à en expliquer la genèse. On sait maintenant que les contraintes transmursales sont approximativement homogènes dans la direction radiale *dans des conditions physiologiques*. Un peu à la façon du béton précontraint, la présence de contraintes au sein de la structure accroît de manière substantielle la résistance aux efforts répétés (environ 40 millions de battements par an) du flux sanguin (Nichols et O'Rourke 2005). D'autre part, on sait également que l'apparition de ces contraintes est due aux différences structurelles entre les couches qui composent les artères. Ces variations confèrent à ces trois tissus des taux de croissance différents (Taber et Humphrey 2001). Cette modulation spatiale de la croissance est appelée croissance différentielle et induit la formation des contraintes résiduelles (Taber *et al.* 1993). Les artères présentent également d'autres facultés d'adaptation biomécaniques comme la possibilité de se remodeler en cas d'hypertension par exemple, c'est-à-dire en raison de variations du champ de pression interne (Grossman 1980, Liu et Fung 1989). Matsumoto et Hayashi (1996) ont étudié les parois aortiques de rats souffrant d'hypertension. Ils ont montré que leurs artères étaient globalement plus épaisses que celles de rats sains, avec notamment une hypertrophie de la couche intermédiaire, la media. Ces observations, combinées à une analyse des contraintes transmursales de la paroi aortique, suggèrent que ce remodelage est induit par la pression accrue du flux sanguin, associée à la pathologie, et vise à restaurer une distribution radiale de contraintes « normale » (homéostatique). Bien avant ces travaux, l'existence d'un couplage macroscopique entre croissance et mécanique était connue. La coutume chinoise ancestrale des pieds bandés atteste de l'ancienneté de cette connaissance. Une simple observation d'un végétal poussant sur une falaise permet de se convaincre que les forces mécaniques influencent la croissance à une échelle macroscopique. Plus rigoureusement, c'est Wolff qui montrera en 1892 que le développement des os s'adapte aux contraintes qui leur sont appliquées. Malgré les tentatives pour écrire des équations constitutives reliant la croissance aux contraintes ou aux déformations (Cowin et Hegedus 1976, Cowin 1983), ce couplage reste un point encore largement incompris et l'objet de nombreuses recherches (Taber 1998, Ambrosi et Guana 2007, Göktepe *et al.* 2010).

Elaboration de structures spatiales Le cas des artères, s'il fournit une bonne illustration des notions de croissance différentielle, de contraintes résiduelles et de « mécano-transduction macroscopique », n'aborde pas à proprement parler la question de la génération des formes dont on donne maintenant un exemple. Le genre végétal *Acetabularia* désigne un groupement de plusieurs espèces d'algues vertes unicellulaires qui présentent des caractéristiques morphologiques communes et dont la formation est relativement bien documentée. Brièvement, ces algues sont formées d'un long pédoncule qui peut atteindre plusieurs centimètres sur lequel se forment successivement plusieurs verticilles. Les verticilles sont des sortes de couronnes d'organes (rameaux, feuilles ou pétales) qui s'organisent à la même hauteur autour de l'axe principal du végétal. Cette structure est illustrée sur la figure 1.12.

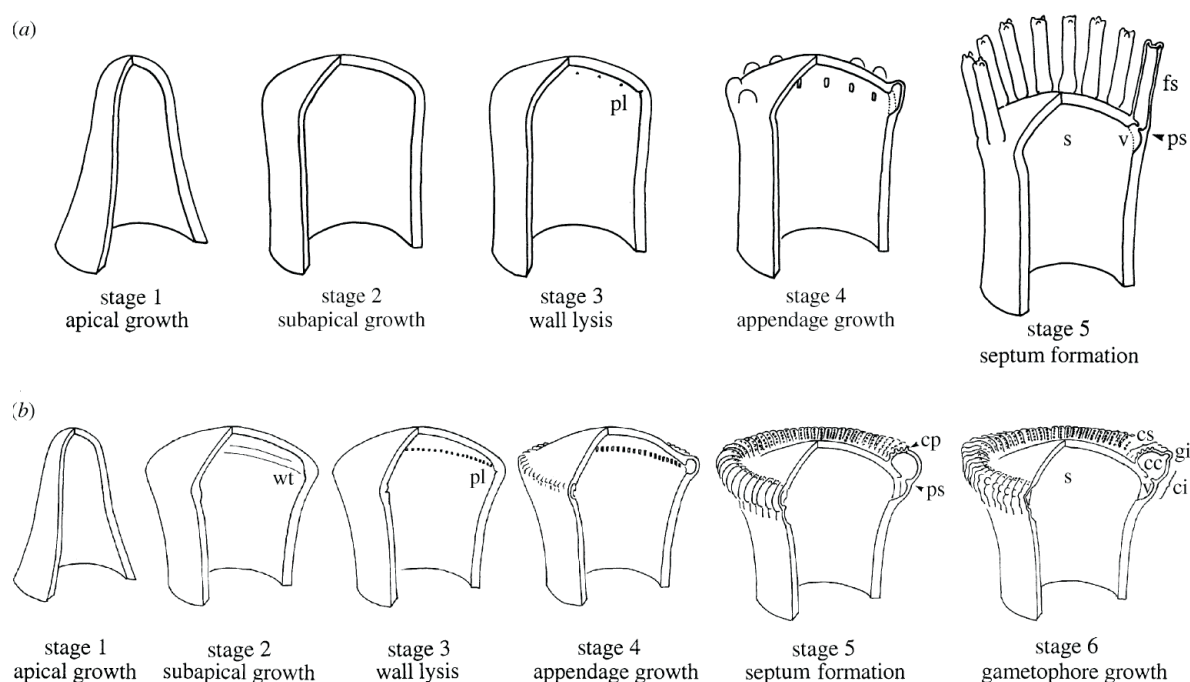


FIGURE 1.12 – Représentation schématique du développement du verticille de l'*Acetabularia*, figure issue de Dumais et Harrison (2000). (a) Développement d'un verticille végétatif. (b) Développement d'un verticille reproductif.

En fonction de leur stade de développement, les verticilles des *Acetabularia* sont de deux types : végétatif (figure 1.12-a) ou reproductif (figure 1.12-b). Contrairement à d'autres motifs phyllotaxiques, formés par étapes successives, les différents éléments du verticille apparaissent simultanément et se manifestent initialement sous la forme d'excroissances très régulièrement espacées. En revanche, lors des étapes suivantes du développement de la plante, chacun des organes constituant les verticilles acquiert une certaine individualité et des disparités de croissance sont observées entre les différents appendices. Cela suggère qu'initialement l'extrémité du pédoncule se comporte comme une entité et qu'il existe un mécanisme global pour la formation de l'ensemble des différentes excroissances (Dumais et Harrison 2000). Dans cet esprit, l'émergence de la structure est caractérisée par une longueur d'onde qui décrit l'espacement des appendices. Plusieurs expériences ont été effectuées pour déterminer

les paramètres physiques dont dépendent ces longueurs d'onde. Ainsi il a été trouvé que la géométrie de l'apex, la distribution en ions Ca^{2+} et la température influencent la longueur d'onde. A ce jour aucun modèle n'est capable de prédire correctement la dépendance en ces différents paramètres mais des théories distinctes rendent compte assez précisément du rôle de chacune de ces quantités sur la sélection de la longueur d'onde.

Rôle de la diffusion Dans de nombreux problèmes de morphogénèse, les temps caractéristiques associés à la croissance sont très grands devant les temps de diffusion des molécules permettant (nutriments) ou dirigeant (morphogènes) cette croissance. Néanmoins, ce n'est pas toujours le cas et certains problèmes, comme la croissance des colonies de bactéries, présentent des aspects dynamiques fascinants.

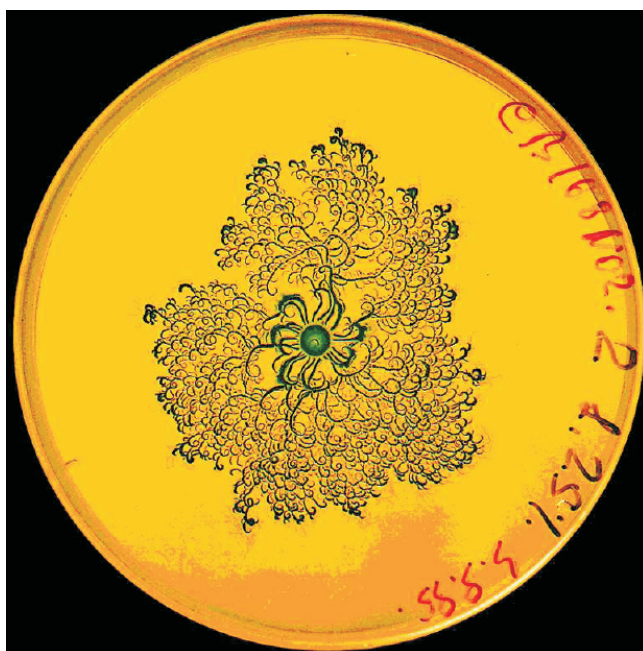


FIGURE 1.13 – Colonies de *Bacillus subtilis* cultivées dans un milieu très pauvre en nutriments et sur un substrat (agar) très dur. Le système est placé dans une boîte de pétrie et on peut observer la formation de structures fractales. Un autre aspect intéressant de cette structure est la chiralité. La figure est tirée de Ben-Jacob (1997).

Les colonies de bactéries ne rentrent pas dans la catégorie des tissus biologiques, qui est un concept réservé aux organismes multicellulaires, mais sont en revanche capables de former des agrégats appelés colonies. Ces colonies sont constituées d'un grand nombre de micro-organismes enchevêtrés dans une matrice gélatineuse faite de polysaccharides qui rappelle la structure des tissus connectifs évoqués précédemment. Les colonies présentent une importante diversité morphologique. Certaines bactéries, comme *Bacillus subtilis*, deviennent motiles lorsqu'elles sont cultivées dans des environnements pauvres en nutriments (Foster 1993). Cette adaptation offre un avantage aux micro-organismes qui peuvent explorer leur entourage en quête d'un environnement plus favorable, un comportement appelé chemotaxie. Il a été souligné que cette mobilité accrue était responsable de l'émergence de structures hautement hiérarchisées, voire fractales (Ben-

Jacob 1997), comme illustré sur la figure 1.13. L'étude de ces systèmes, dont la formation est encore relativement mal comprise, repose sur un couplage entre la croissance et la dynamique d'un ensemble d'organismes autopropulsés et soulève des problématiques théoriques particulièrement intéressantes. Ce type de problème où la dynamique est un ingrédient majeur pour la formation de structures macroscopiques peut être rattaché aux premiers modèles de morphogénèse, initiés par Turing (1952), puis suivis par d'autres théoriciens (Cruywagen *et al.* 1992; 1997, Meinhardt 1998, Kondo 2002), pour expliquer l'émergence de structures complexes de cellules différenciées.

1.1.3 La mise en place d'un cadre théorique

D'un point de vue théorique, le problème que nous avons à résoudre requiert de décrire simultanément l'évolution spatiale des déterminants de la croissance (nutriments, morphogènes) ainsi que les déformations macroscopiques d'un tissu biologique. Si des modèles de réaction-advection-diffusion, bien établis, sont appropriés pour décrire l'évolution des petites molécules telles que les nutriments ou les morphogènes et ne soulèvent pas de difficultés conceptuelles importantes, il n'en va pas de même pour la description macroscopique du comportement des tissus biologiques. Il convient donc de s'attarder un peu sur les outils nécessaires à cette description.

1.1.3.1 Echelle spatiale et description continue

Au-delà des spécificités micro et ultra-structurelles, qui vont doter les tissus animaux et végétaux de propriétés mécaniques différentes, l'existence d'une hétérogénéité structurelle (i.e la coexistence de plusieurs phases liquides et solides) différencie très fortement le comportement d'un échantillon biologique de celui d'un matériau inerte (voir figure 1.14).

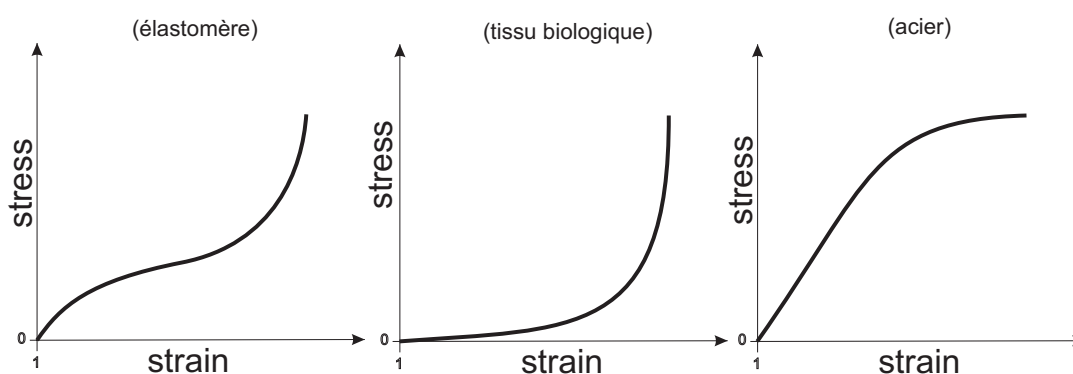


FIGURE 1.14 – Relations typiques force-étirement d'un élastomère, d'un tissu biologique (type myocarde) et d'un matériau inerte (acier).

En effet il est connu depuis le XIX^e siècle (Wertheim 1847, Roy 1880) que, lorsqu'ils sont soumis à une sollicitation, les tissus biologiques se distinguent par des réponses non linéaires, anisotropes, inélastiques et hétérogènes (spatialement, au sein d'un même tissu, mais également d'un échantillon à l'autre). Notons que la notion même de réponse mécanique d'un tissu implique la définition d'échelles spatiales et temporelles pertinentes, adaptées au questionnement posé. Ce travail portant essentiellement sur les aspects macroscopiques de la croissance, on se focalisera par conséquent uniquement sur une échelle spatiale où le tissu peut être approximé par un *continuum*. Si d'autres modèles sont envisageables pour des tissus biologiques assez simples (en particulier certains tissus végétaux), s'appuyant notamment sur l'échelle de la cellule, la coexistence cellules/liquide/fibres rend impossible une telle approche dans une grande majorité des cas² et il est maintenant bien établi que les modèles continus constituent un excellent cadre pour l'étude des objets biologiques (Skalak *et al.* 1973, Fung 1990; 1993).

2. C'est notamment le cas des hydrogels qui sont étudiés dans le quatrième chapitre de ce mémoire.

Afin de décrire les propriétés des milieux vivants, il a été nécessaire de forger des concepts appropriés donnant naissance à la discipline scientifique qu'on appelle la biomécanique. Le développement de celle-ci s'est d'abord appuyé sur la théorie des élastomères (Rivlin et Saunders 1951, Treloar 1975), avec laquelle elle partage plusieurs aspects³, avant de s'épanouir à partir des années soixante (Humphrey 2003). Cela a permis de mettre en place des outils puissants, à même de décrire précisément les grandes déformations caractéristiques de ces systèmes. Cette boîte à outils, qui prolonge la mécanique des milieux continus classique développée à partir du XVII^e siècle, contient plusieurs théories, notamment l'élasticité non linéaire (Green et Adkins 1970), la viscoélasticité (Ferry 1980, Fung 1990) et la théorie des mixtures (Truesdell et Noll 1965), chacune adaptée à l'étude des tissus vivants sur des échelles de temps et des conditions expérimentales différentes.

1.1.3.2 Echelle temporelle et description élastique

Dans ce mémoire, nous nous sommes essentiellement centrés sur la théorie de l'élasticité non linéaire. Si négliger les aspects viscoélastiques est une bonne approximation pour les tissus végétaux, son application aux tissus animaux requiert des précautions supplémentaires. Plusieurs raisons justifient l'emploi de cette approximation : (i) les aspects de nos recherches portant sur les tissus animaux concernent une classe spécifique de tissus que sont les tissus épithéliaux. Comme on l'a mentionné précédemment, ceux-ci sont avasculaires, innervés et sont composés de cellules hautement organisées, fermement liées les unes aux autres. Cette solidarité limite la mobilité des cellules et dote les tissus épithéliaux d'une structure assez proche de celle des tissus végétaux. Des mesures expérimentales viennent également confirmer la prééminence des effets élastiques dans l'épiderme pour de faibles fréquences de forçage (Reihnsner *et al.* 1995, Kendall *et al.* 2007). (ii) Une seconde raison pour négliger les effets viscoélastiques vient du fait que l'échelle de temps caractéristique de la croissance, de l'ordre de l'heure ou du jour⁴ dépasse largement les temps caractéristiques de relaxation dans les tissus vivants (Taber 1995). (iii) Enfin, même si certains tissus présentent une réponse viscoélastique, dans certains cas, cette réponse devient indépendante de la vitesse de forçage, c'est-à-dire élastique, après plusieurs cycles de « préconditionnement », un phénomène appelé *pseudoélasticité* (Fung 1993).

1.1.3.3 Incorporation de la croissance

Il faudra attendre Skalak (Skalak 1981, Tozeren et Skalak 1988) qui pointera dans les années quatre-vingt l'importance des aspects biomécaniques de la croissance et proposera d'en développer une théorie cinématique, c'est-à-dire une manière formelle d'incorporer une variation locale de matière, sans tenir compte du processus de création de cette matière. Ce pas conceptuel important, qui consiste à s'intéresser aux *conséquences* de la croissance et non pas aux processus qui *l'engendrent*, a permis de réaliser d'importants progrès dans la modélisation de la croissance car il découple les déformations spatiales des processus microscopiques dont

3. Cela est dû à la présence de longues chaînes de polymères dans les deux cas.

4. Cela est vrai pour la croissance des *tissus biologiques* mais pas pour des objets tels que les communautés bactériennes.

l'immense complexité aurait obscurci l'étude de la croissance macroscopique dans un premier temps. L'idée générale qui sous-tend cette approche est que les déformations observées lors de la croissance sont dues à la variation de masse et à l'élasticité (Hsu 1968, Cowin et Hegedus 1976, Entov 1983, Stein 1995, Drozdov et Khanina 1997). En effet, puisque les cellules sont fortement corrélées, tout phénomène local de variation de masse, quelle que soit son origine, affecte d'autres cellules, en les poussant ou les attirant, ce qui conduit à une réorganisation de la masse à une échelle bien supérieure à celle de la cellule et donne naissance aux contraintes résiduelles que l'on a évoquées précédemment. L'incorporation de la croissance volumétrique (Cowin 2004) dans le formalisme de l'élasticité non linéaire est récente et son écriture peut être attribuée à Rodriguez *et al.* (1994). Cette approche, que nous détaillons plus loin, peut paraître simpliste et a soulevé de nombreuses discussions quant à sa validité (Lubarda 2004, Goriely et Ben Amar 2007, Vandiver et Goriely 2009). Cependant, elle constitue une première approximation et on verra dans ce mémoire quel éclairage elle permet d'apporter à certains processus de morphogénèse, quelles sont ses limites et comment les dépasser dans certains cas pertinents.

1.2 Introduction au formalisme

1.2.1 Cinématique

1.2.1.1 Corps

On s'intéresse ici aux déformations et au mouvement des corps. Un corps \mathcal{B} est un ensemble de points que l'on appelle *particules* ou *points matériels* en bijection avec une région, que l'on notera ici \mathcal{B} , de l'espace euclidien \mathcal{E} . On dit alors que le corps \mathcal{B} occupe la région \mathcal{B} . Lorsque le corps se déforme ou se déplace, la région qu'il occupe se déplace (continûment) dans \mathcal{E} .

1.2.1.2 Configuration

On définit une configuration du corps \mathcal{B} comme une injection $\vec{\chi} : \mathcal{B} \rightarrow \mathcal{E}$ qui met en correspondance les particules du corps \mathcal{B} avec la position qu'elles occupent dans \mathcal{E} . On supposera que $\vec{\chi}$ et son inverse sont au moins deux fois différentiables. En notant par la lettre X une particule générique du corps \mathcal{B} , on définit formellement $\vec{\chi}$:

$$\begin{aligned} \vec{\chi} : \mathcal{B} &\rightarrow \mathcal{E} \\ X &\mapsto \vec{X} = \vec{\chi}(X). \end{aligned} \tag{1.1}$$

Bien entendu, la configuration $\vec{\chi}$ dépend du choix d'un référentiel. On peut écrire : $\mathcal{B} = \vec{\chi}(\mathcal{B}) \equiv \{\vec{\chi}(X), X \in \mathcal{B}\}$. Avant un processus de déformation, le corps est dans une *configuration de référence* et occupe une région de l'espace que l'on notera \mathcal{B}_0 . La configuration de référence est indépendante du temps et on la notera $\vec{\chi}_0$. La position \vec{X} d'une particule X dans la configuration $\vec{\chi}_0$ est

$$\vec{X} = \vec{\chi}_0(X), \quad X = \vec{\chi}_0^{-1}(\vec{X}). \quad (1.2)$$

Après la déformation, le corps est dans la *configuration instantanée*, ou *configuration courante*, et occupe une région notée \mathcal{B}_c . Chaque point matériel occupe une position \vec{x} dans la configuration $\vec{\chi}$

$$\vec{x} = \vec{\chi}(X) = \vec{\chi}\{\vec{\chi}_0^{-1}(\vec{X})\}. \quad (1.3)$$

1.2.1.3 Le gradient de déformation

Dans (1.2), on a formellement identifié X avec sa position dans l'espace \vec{X} (dans la configuration de référence) et il n'est dès lors plus nécessaire de distinguer X et \vec{X} . On peut alors réécrire (1.3) :

$$\vec{x} = \vec{\chi}(\vec{X}). \quad (1.4)$$

Cette nouvelle définition de χ , qui est maintenant une application de \mathcal{B}_0 vers \mathcal{B}_c , est appelée une *déformation*. Soulignons ici qu'en opposition avec la définition (1.1) d'une configuration l'équation (1.4) requiert (implicitement) la définition d'une configuration de référence.

Afin d'analyser une déformation localement (dans le voisinage d'un point matériel), nous devons décrire la déformation d'un élément de ligne infinitésimal $d\vec{X}$ du corps \mathcal{B} . Pour cela, différencions l'équation (1.4). En coordonnées cartésiennes, on obtient :

$$dx_i = \frac{\partial x_i}{\partial X_j} dX_j = F_{ij} dX_j, \quad (1.5)$$

où l'on applique la convention de sommation d'Einstein sur les indices répétés. Les indices latins appartiennent à l'ensemble $\{1, 2, 3\}$ tandis que les indices grecs dont on se servira par la suite appartiennent à l'ensemble $\{1, 2\}$. On a introduit ici le *tenseur de déformation géométrique* \mathbf{F} dont on peut réécrire la définition sous forme invariante :

$$d\vec{x} = \mathbf{F} d\vec{X} \quad \text{où} \quad \mathbf{F} = \frac{\partial \vec{x}}{\partial \vec{X}}. \quad (1.6)$$

1.2.1.4 Déformation des volumes

Considérons un élément de volume infinitésimal engendré par trois éléments de ligne non coplanaires $d\vec{X}_1$, $d\vec{X}_2$ et $d\vec{X}_3$ au point \vec{X} dans \mathcal{B}_0 . Le volume dV de cet élément infinitésimal est donné par :

$$dV = \det(d\vec{X}_1, d\vec{X}_2, d\vec{X}_3). \quad (1.7)$$

Dans la configuration courante, l'élément de volume $d\upsilon$ correspondant est donné par :

$$d\upsilon = \det(d\vec{x}_1, d\vec{x}_2, d\vec{x}_3). \quad (1.8)$$

En vertu de (1.6), on peut donc réécrire (1.8) ainsi :

$$dv = \det \mathbf{F} dV \equiv J_F dV. \quad (1.9)$$

L'équation (1.9) donne une interprétation physique simple à J_F : c'est la variation locale de volume, c'est-à-dire le ratio d'un élément de volume de la configuration courante par celui de la configuration de référence. Si le volume ne change pas localement durant la déformation décrite par \mathbf{F} alors :

$$J_F \equiv \det \mathbf{F} = 1, \quad (1.10)$$

au point \vec{X} et la déformation est localement isochorique. Si la relation (1.10) est satisfaite pour tout \vec{X} dans \mathcal{B}_0 alors la déformation est isochorique.

1.2.1.5 Déformation des surface et formule de Nanson

Considérons maintenant un élément infinitésimal \vec{dS} de la surface $\partial\mathcal{B}_R$ qui délimite le corps \mathcal{B} dans la configuration \mathcal{B}_R , au voisinage du point \vec{X} de telle sorte que $\vec{dS} = \vec{N}dS$ où \vec{N} désigne le vecteur unitaire, dirigé vers l'extérieur et normal à la surface $\partial\mathcal{B}_R$. Maintenant, on considère un élément de ligne matériel arbitraire \vec{dX} immergé à l'intérieur du corps \mathcal{B} . Le rhomboèdre de base dS et générateur \vec{dX} a un volume $dV = \vec{dX} \cdot \vec{dS}$. Supposons que \vec{dX} et \vec{dS} deviennent respectivement \vec{dx} et \vec{ds} dans la configuration courante \mathcal{B}_C , avec $\vec{ds} = \vec{n}ds$ où \vec{n} désigne le vecteur unitaire, dirigé vers l'extérieur et normal à la surface $\partial\mathcal{B}_C$. Dans la configuration courante, l'élément matériel infinitésimal a un volume $dv = \vec{dx} \cdot \vec{ds}$. En vertu de (1.9), on a donc :

$$\vec{dx} \cdot \vec{ds} = J_F \vec{dX} \cdot \vec{dS}. \quad (1.11)$$

Maintenant, par (1.6), et puisque \vec{dX} est arbitraire, cette dernière équation se réécrit :

$$\mathbf{F}^T \cdot \vec{ds} = J_F \vec{dS}, \quad (1.12)$$

que l'on peut réécrire :

$$\vec{ds} = J_F \mathbf{F}^{-T} \cdot \vec{dS} \quad \text{où} \quad \vec{n}ds = J_F \mathbf{F}^{-T} \cdot \vec{N}dS. \quad (1.13)$$

L'équation (1.13) est appelée formule de Nanson.

1.2.1.6 Tenseurs de déformation

Si maintenant deux points sont séparés d'une distance $\sqrt{dX^2} = \sqrt{dX_i dX_i}$ dans la configuration de référence, alors, après la déformation, ils sont séparés par une distance $\sqrt{dx^2} = \sqrt{dx_i dx_i}$. En termes du tenseur \mathbf{F} , on peut écrire :

$$dx^2 = F_{ij} F_{ik} dX_j dX_k = C_{jk} dX_j dX_k. \quad (1.14)$$

Le tenseur $\mathbf{C} = \mathbf{F}^T \mathbf{F}$ est une mesure locale de la déformation et est appelé le tenseur (droit) de déformation de Cauchy-Green. Il est symétrique et défini positif. Maintenant, la variation du carré d'un élément de longueur est :

$$dx^2 - dX^2 = (C_{jk} - \delta_{jk})dX_j dX_k = 2E_{jk}dX_j dX_k. \quad (1.15)$$

On a introduit ici le tenseur de Green $\mathbf{E} = \frac{1}{2}(\mathbf{C} - \mathbf{I})$. Clairement, un élément matériel est déformé si et seulement si $\mathbf{E} \neq \mathbf{0}$. Ce tenseur étant associé à la configuration de référence, il est dit *Lagrangien*.

1.2.1.7 Décomposition de Kröner-Lee

La théorie de la croissance élastique repose sur l'idée que la déformation totale est due à la fois à la croissance et aux déformations élastiques nécessaires pour maintenir l'intégrité du corps. Formellement, l'hypothèse de [Rodriguez et al. \(1994\)](#) s'articule en trois points : (i) il existe un état de référence sans contrainte (pas nécessairement atteint lors de la déformation du corps) ; (ii) le tenseur de déformation géométrique admet une décomposition multiplicative en un tenseur de croissance \mathbf{G} et un tenseur élastique \mathbf{A} , telle que :

$$\mathbf{F} = \mathbf{A}\mathbf{G}, \quad (1.16)$$

et, (iii) la réponse du matériau ne dépend que de la partie élastique de la déformation totale.

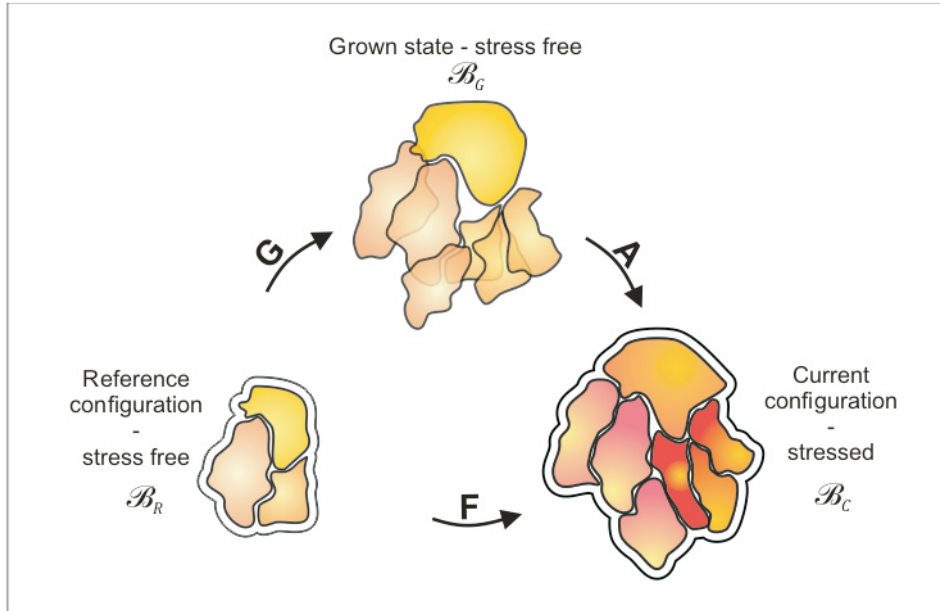


FIGURE 1.15 – Représentation schématique de la décomposition de Kröner-Lee. Le système, initialement dans une configuration libre de toute contrainte \mathcal{B}_R , est tout d'abord transformé en l'état virtuel \mathcal{B}_G qui contient des trous et des recouvrements. Dans un second temps, l'intégrité de l'état \mathcal{B}_G est restaurée par un processus élastique, résultant en la configuration \mathcal{B}_C , résiduellement contrainte.

Considérons un instant un corps sans contrainte, ni géométrique (libre) ni physique, et supposons qu'il soit soumis à une croissance spatialement homogène. Dans ce cas, il existe une déformation (au sens de (1.4)) décrivant le passage de l'état initial à l'état final et aucune cavitation ni recouvrement ne sont créés dans ce processus. Par conséquent, aucune accommodation élastique du corps n'est nécessaire et $\mathbf{A} = \mathbf{I}$ où \mathbf{I} désigne l'identité. En vertu de (1.6), \mathbf{G} est donc le gradient d'une déformation. Cette situation est en réalité atypique et, en général, ni \mathbf{A} ni \mathbf{G} ne peuvent être écrits comme les gradients d'une quelconque déformation et, dans ce cas, $\mathbf{A} \neq \mathbf{I}$. Par conséquent, l'« état » virtuel \mathcal{B}_G défini par la transformation \mathbf{G} n'est pas une configuration du corps \mathcal{B} et ne peut généralement pas être atteint physiquement par une déformation depuis \mathcal{B}_0 ou \mathcal{B}_c (Skalak *et al.* 1996). Néanmoins, il existe un procédé conceptuel permettant d'obtenir l'état \mathcal{B}_G . En découpant successivement le corps \mathcal{B} en une infinité de morceaux infinitésimaux, on peut théoriquement relaxer les contraintes internes. La forme d'un élément ainsi découpé définit *localement* la déformation dont \mathbf{G} est le gradient. Par conséquent, on dit quelquefois que l'état virtuel \mathcal{B}_G est une *collection de configurations*. Dans le même esprit, les tenseurs \mathbf{A} et \mathbf{G} sont parfois appelés des gradients de déformations locales.

Cette hypothèse, originalement formulée par Kröner (1960) et Lee (1969) dans le contexte de la plasticité, et utilisée plus tard avec succès en thermo-élasticité, soulève d'importantes difficultés qui sont amplement discutées (Lubarda 2004). La première est d'ordre conceptuel et concerne la non-unicité de cette décomposition, ce qui signifie que plusieurs champs de croissance et par conséquent plusieurs états de contrainte peuvent correspondre à un état final. La seconde difficulté tient à la quasi-impossibilité d'obtenir expérimentalement l'état \mathcal{B}_G .

1.2.2 Lois de conservation

Il existe plusieurs façons d'introduire la notion de contrainte en mécanique des milieux continus. On peut écrire le principe fondamental de la dynamique pour un corps spatialement étendu et introduire le tenseur des contraintes par le théorème de Cauchy (Ogden 1997). Dans le contexte de l'élasticité statique où l'on définit une énergie potentielle élastique, on peut passer outre ce théorème et une approche alternative s'articule autour du principe variationnel de stationnarité de l'énergie potentielle. Ce principe stipule que, parmi l'ensemble des déformations cinématiquement admissibles (c'est-à-dire satisfaisant aux conditions aux limites portant uniquement sur le champ de déplacement), celles qui rendent stationnaire l'énergie potentielle (une fonctionnelle de la déformation) sont les déformations réelles (observées). Avant d'écrire formellement ce principe, définissons plus précisément l'énergie potentielle élastique.

1.2.2.1 Énergie élastique

On suppose que le processus élastique décrit par le tenseur \mathbf{A} illustré dans la figure 1.15 est un processus réversible prenant place dans un thermostat à température T et on postule l'existence d'une énergie de Helmholtz \mathcal{E} . Comme précisé précédemment, on suppose que cette énergie dépend uniquement de la partie élastique \mathbf{A} de la décomposition (1.16). Elle est donc une fonctionnelle du champ de déformation \vec{x} que l'on écrit :

$$\mathcal{E} = \mathcal{E}[\vec{x}] \equiv \int_{\mathcal{B}_G} \mathcal{W}(\mathbf{A}) dV_G, \quad (1.17)$$

où dV_G est un élément de volume infinitésimal de l'état virtuel \mathcal{B}_g et l'intégrale s'étend donc sur la région \mathcal{B}_g . La quantité \mathcal{W} est la densité d'énergie élastique (Beatty 1987, Ogden 1997). La définition (1.17) implique que l'énergie ne dépend pas de l'histoire de la déformation et les matériaux pour lesquels cette approximation est valable sont appelés *hyperélastiques* ou matériaux élastiques de Green, ce qui exclut de cette discussion tous les effets viscoélastiques ou plastiques. D'autre part, on s'intéressera dans ce mémoire uniquement aux matériaux isotropes.

Le tenseur \mathbf{A} est une mesure locale de la déformation et dépend du choix d'un observateur. Afin d'obtenir une expression de l'énergie invariante sous un changement de coordonnées, il est plus astucieux d'utiliser une mesure locale de la déformation qui, à l'inverse du tenseur \mathbf{A} , est elle-même indépendante du choix de l'observateur. Le tenseur $\mathbf{C} = \mathbf{A}^T \mathbf{A}$ est symétrique défini positif, par conséquent ses valeurs propres, appelées aussi étirements principaux, que l'on note λ_1^2 , λ_2^2 et λ_3^2 , sont réelles, strictement positives et fournissent une mesure adéquate. Alternativement, il est courant dans la littérature de définir \mathcal{W} en termes des principaux invariants \mathcal{I}_1 , \mathcal{I}_2 et \mathcal{I}_3 du tenseur \mathbf{C} que l'on définit comme :

$$\mathcal{I}_1 = \text{Tr}(\mathbf{C}) = \lambda_1^2 + \lambda_2^2 + \lambda_3^2, \quad (1.18)$$

$$\mathcal{I}_2 = \frac{1}{2} ((\text{Tr} \mathbf{C})^2 - \text{Tr} \mathbf{C}^2) = \lambda_1^2 \lambda_2^2 + \lambda_2^2 \lambda_3^2 + \lambda_1^2 \lambda_3^2, \quad (1.19)$$

$$\mathcal{I}_3 = \det \mathbf{C} = \lambda_1^2 \lambda_2^2 \lambda_3^2. \quad (1.20)$$

Si le matériau possède une direction privilégiée, repérée par un vecteur \vec{m} , par exemple due à la présence de fibres, on introduit des invariants supplémentaires construits sur les tenseurs $\vec{m} \otimes \vec{m}$ ⁵ et \mathbf{C} (Spencer 1972; 1984, Holzapfel *et al.* 2000, Ciarletta *et al.* 2006; 2008). D'autre part, sous l'hypothèse de régularité que la fonction \mathcal{W} est indéfiniment différentiable par rapport aux variables \mathcal{I}_1 , \mathcal{I}_2 et \mathcal{I}_3 , on peut écrire :

$$\mathcal{W}(\mathcal{I}_1, \mathcal{I}_2, \mathcal{I}_3) = \sum_{p,q,r=0}^{\infty} c_{pqr} (\mathcal{I}_1 - 3)^p (\mathcal{I}_2 - 3)^q (\mathcal{I}_3 - 1)^r, \quad (1.21)$$

où les coefficients c_{pqr} sont indépendants de la déformation. On donne dans le tableau 1.1 quelques exemples d'expressions couramment employées dans divers problèmes de biomécanique. La condition que l'énergie soit nulle dans la configuration de référence est remplie si $c_{000} = 0$ et cette configuration est également exempte de contrainte si et seulement si $c_{100} + 2c_{010} + c_{001} = 0$.

Si, d'autre part, le système est soumis à une liaison interne, c'est-à-dire s'il existe une ou plusieurs relations scalaires $C(\mathbf{A}) = 0$, on introduit un multiplicateur de Lagrange p dans la définition (1.17) et on obtient une nouvelle fonctionnelle :

5. Le symbole \otimes dénote le produit dyadique de deux vecteurs.

Nom	Définition	Tissus mous
Neo-Hookéen	$\mathcal{W}_{NH} = \frac{1}{2} (\mathcal{I}_1 - 3)$	
Mooney-Rivlin	$\mathcal{W}_{MR} = \frac{1}{2(1+\mu)} [(\mathcal{I}_1 - 3) + \mu (\mathcal{I}_2 - 3)]$	
1-terme Ogden	$\mathcal{W}_{OG} = \frac{2}{\nu^2} (\lambda_1^\nu + \lambda_2^\nu + \lambda_3^\nu - 3)$	$\nu \geq 9$
Fung	$\mathcal{W}_{FU} = \frac{1}{\alpha} [\exp(\alpha (\mathcal{I}_1 - 3)) - 1]$	$3 < \alpha < 20$
Gent	$\mathcal{W}_{GE} = -\frac{1}{\beta} \log [1 - \beta (\mathcal{I}_1 - 3)]$	$0.4 < \beta < 3$

TABLEAU 1.1 – Quelques exemples de densités d'énergie élastique couramment utilisées. Les limites $\mu \rightarrow 0$, $\alpha \rightarrow 0$, $\beta \rightarrow 0$ et $\nu \rightarrow 2$ conduisent au potentiel neo-Hookéen.

$$\mathcal{E}[\vec{x}, p] \equiv \int_{\mathcal{B}_G} \mathcal{W}(\mathbf{A}) dV_G - \int_{\mathcal{B}_G} p C(\mathbf{A}) dV_G. \quad (1.22)$$

Notons bien la dépendance explicite de la fonctionnelle \mathcal{E} en p qui va entrer dans la procédure variationnelle.

1.2.2.2 Principe variationnel

Avant de formuler le principe variationnel, afin d'obtenir une formulation Lagrangienne des équations d'équilibre, on peut réécrire (1.22) comme une intégrale sur la configuration de référence \mathcal{B}_R . En vertu de la formule (1.9), les éléments infinitésimaux de volumes de la configuration de référence \mathcal{B}_R et de l'état virtuel \mathcal{B}_G sont reliés par $dV_G = J_G dV_R$ où $J_G = \det \mathbf{G}$. Ainsi, on peut écrire :

$$\mathcal{E}[\vec{x}, p] = \int_{\mathcal{B}_R} J_G \{ \mathcal{W}(\mathbf{A}) - p C(\mathbf{A}) \} dV_R. \quad (1.23)$$

Le principe des travaux virtuels stipule que, lors d'un processus de déformation isotherme, la variation infinitésimale $\delta \mathcal{E} \equiv \mathcal{E}[\vec{x} + \delta \vec{x}, p + \delta p] - \mathcal{E}[\vec{x}, p]$ de l'énergie de Helmholtz est égale aux travaux des forces mécaniques appliquées au système. On suppose en toute généralité qu'il existe des forces de volume, notées \vec{B} , et des forces de surface, notées \vec{T} . Sous ces conditions, le principe des travaux virtuels s'écrit :

$$\delta \mathcal{E} = \int_{\mathcal{B}_R} \vec{B} \cdot \delta \vec{x} dV_R + \int_{\partial \mathcal{B}_R} \vec{T} \cdot \delta \vec{x} dA_R, \quad (1.24)$$

où dA_R est un élément infinitésimal de la surface $\partial\mathcal{B}_R$. En gardant à l'esprit que \mathcal{E} est une fonctionnelle des champs \vec{x} et p , on développe la variation $\delta\mathcal{E}$ en termes des variations $\delta\vec{x}$ et δp :

$$\delta\mathcal{E} = \int_{\mathcal{B}_R} J_G \left\{ \left(\mathbf{G}^{-1} \frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \mathbf{A}} - p \mathbf{G}^{-1} \frac{\partial C}{\partial \mathbf{A}} \right) \delta \mathbf{F} - C(\mathbf{A}) \delta p \right\} dV_R. \quad (1.25)$$

Pour obtenir cette dernière équation, on a utilisé le fait que si $\mathbf{A} = \mathbf{B}\mathbf{C}$ alors la dérivée par rapport à \mathbf{B} d'une fonction scalaire quelconque F du tenseur \mathbf{A} est donnée par la relation :

$$\frac{\partial F(\mathbf{A})}{\partial \mathbf{B}} = \mathbf{C} \frac{\partial F(\mathbf{A})}{\partial \mathbf{A}}. \quad (1.26)$$

On insère maintenant (1.25) dans (1.24) et on intègre par partie pour obtenir :

$$\int_{\mathcal{B}_R} J_G C(\mathbf{A}) \delta p dV_R - \int_{\mathcal{B}_R} (\text{Div} \mathbf{S} + \vec{B}) \cdot \delta \vec{x} dV_R - \int_{\partial \mathcal{B}_R} (\vec{T} - \mathbf{S}^T \vec{N}) \cdot \delta \vec{x} dA_R = 0, \quad (1.27)$$

où l'on a défini le *tenseur de contrainte nominal* :

$$\mathbf{S} = J_G \mathbf{G}^{-1} \frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \mathbf{A}} - J_G p \mathbf{G}^{-1} \frac{\partial C}{\partial \mathbf{A}}. \quad (1.28)$$

La transposé du tenseur \mathbf{S} est appelée *premier tenseur de Piola-Kirchhoff*. L'équation (1.27) est le principe de stationnarité de l'énergie potentielle, dans sa forme variationnelle. Afin d'en obtenir la formulation différentielle, il suffit de remarquer que cette variation doit s'annuler pour des variations infinitésimales $\delta\vec{x}$ arbitraires (elles doivent néanmoins respecter les conditions aux limites). On obtient donc :

$$\left. \begin{array}{l} \text{Div} \mathbf{S} + \vec{B} = 0 \\ C(\mathbf{A}) = 0 \end{array} \right\} \quad \text{dans } \mathcal{B}_R, \quad (1.29)$$

$$\mathbf{S}^T \vec{N} = \vec{T} \quad \text{sur } \partial \mathcal{B}_R. \quad (1.30)$$

Dans le cas où le système est soumis à une pression hydrostatique P , la tension au bord \vec{T} est donné par la formule :

$$\vec{T} = -J_F P \mathbf{F}^{-T} \vec{N} \quad (1.31)$$

1.2.2.3 Différentes mesures du champ de contraintes

Après avoir établi les équations d'équilibre sous leur forme Lagrangienne (exprimées dans les coordonnées de la configuration de référence), on peut les reformuler en termes des coordonnées courantes (formulation Eulérienne). Pour cela, on introduit le tenseur de Cauchy \mathbf{T} qui décrit le champ de contraintes dans la configuration courante.

$$\mathbf{T} = J_F^{-1} \mathbf{F} \mathbf{S} = J_A^{-1} \mathbf{A} \frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \mathbf{A}} - J_A^{-1} p \mathbf{A} \frac{\partial C}{\partial \mathbf{A}}, \quad (1.32)$$

où $J_F = \det \mathbf{F}$ et $J_A = \det \mathbf{A}$. La formulation Eulérienne de (1.29)-(1.30) est :

$$\left. \begin{aligned} \operatorname{div} \mathbf{T} + \vec{b} &= 0 \\ C(\mathbf{A}) &= 0 \end{aligned} \right\} \quad \text{dans } \mathcal{B}_C, \quad (1.33)$$

$$\mathbf{T} \vec{n} = \vec{t} \quad \text{sur } \partial \mathcal{B}_C, \quad (1.34)$$

où \vec{b} et \vec{t} sont respectivement les forces de volume et de surface dans la configuration courante \mathcal{B}_C et \vec{n} désigne le vecteur unitaire, dirigé vers l'extérieur et normal à la surface $\partial \mathcal{B}_C$ qui délimite le corps dans sa configuration courante. On a également introduit les opérateurs Div et div qui désignent la divergence d'un tenseur par rapport aux coordonnées de référence et courantes, respectivement.

Enfin, pour finir, on peut mentionner l'existence du second tenseur de Piola-Kirchhoff σ qui est une mesure Lagrangienne du champ de contraintes (voir figure 1.16 pour une illustration schématique des différents tenseurs de contrainte).

$$\sigma = \mathbf{S} \mathbf{F}^{-T} = J_F \mathbf{F}^{-1} \mathbf{T} \mathbf{F}^{-T}. \quad (1.35)$$

Les notations de ce mémoire, si elles peuvent sembler peu standards, suivent essentiellement Ogden (1997).



FIGURE 1.16 – Illustration schématique des différentes mesures du champ de contraintes. Le rectangle blanc indique la configuration initiale et la forme colorée indique la configuration courante.

1.2.2.4 La liaison interne d'incompressibilité

Si le matériau est élastiquement incompressible, ce qui est une relativement bonne approximation pour les tissus vivants qui contiennent une importante proportion d'eau, alors, en vertu de (1.10), on a la relation scalaire suivante :

$$J_A \equiv \det \mathbf{A} = 1. \quad (1.36)$$

Ainsi on a l'équivalence :

$$J_F \equiv \det \mathbf{F} = \det \mathbf{G} \equiv J_G. \quad (1.37)$$

En utilisant la relation (Ogden 1997) :

$$\frac{\partial \det \mathbf{A}}{\partial \mathbf{A}} = (\det \mathbf{A}) \mathbf{A}^{-1}, \quad (1.38)$$

on obtient les relations suivantes respectivement pour le tenseur de contrainte nominal et le tenseur de Cauchy :

$$\mathbf{S} = J_G \mathbf{G}^{-1} \frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \mathbf{A}} - J_G p \mathbf{F}^{-1}, \quad (1.39)$$

$$\mathbf{T} = \mathbf{A} \frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \mathbf{A}} - p \mathbf{I}. \quad (1.40)$$

D'autre part, l'invariant \mathcal{I}_3 , précisément défini comme le déterminant du tenseur (droit) de déformation élastique de Cauchy-Green, est toujours égal à 1 et la densité d'énergie s'écrit uniquement en termes des invariants \mathcal{I}_1 et \mathcal{I}_2 ⁶. Dans la dernière sous-section de ce mémoire, on rappelle le formalisme des déformations incrémentales (Green et Adkins 1970, Chadwick et Ogden 1971, Haughton et Ogden 1978a;b, Green et Zerna 1992, Ogden 1997) qui permet d'étudier la stabilité des états non linéaires en élasticité. Ce formalisme a été étendu récemment pour prendre en compte l'effet de la croissance par Ben Amar et Goriely (2005).

1.2.3 Formalisme des déformations incrémentales

Supposons maintenant que l'on connaisse une solution $(\vec{x}^{(0)}, p^{(0)})$ du problème aux valeurs propres (1.29)-(1.30). On perturbe maintenant cette solution en lui ajoutant une déformation dite « incrémentale » $(\vec{x}^{(1)}, p^{(1)})$, telle que :

$$\vec{x} = \vec{x}^{(0)} + \epsilon \vec{x}^{(1)}, \quad p = p^{(0)} + \epsilon p^{(1)}, \quad (1.41)$$

où un exposant (1) indique une quantité incrémentale et ϵ est un petit paramètre ($\vec{x}^{(1)}$ et $p^{(1)}$ sont d'ordre 1) qui caractérise la taille de la perturbation superposée à la déformation

6. Ceci explique que le terme \mathcal{I}_3 n'apparaisse pas dans les formes courantes pour \mathcal{W} , présentées dans le tableau 1.1. Plus généralement, on sépare traditionnellement la partie isochorique de la partie compressible dans l'expression de la densité d'énergie.

finie. A partir de l'équation (1.41), on peut définir un tenseur de déformation géométrique incrémentale $\mathbf{F}^{(1)}$ via :

$$\mathbf{F} = \vec{\text{Grad}}(\vec{x}) = \left(1 + \epsilon \mathbf{F}^{(1)}\right) \mathbf{F}^{(0)}. \quad (1.42)$$

La forme spécifique de cette définition (avec $\mathbf{F}^{(0)}$ comme facteur) vient du fait que la perturbation $\vec{x}^{(1)}$ est exprimée dans les coordonnées courantes, i.e $\vec{x}^{(1)} = \vec{x}^{(1)}(\vec{x}^{(0)})$. Le processus de croissance étant lent devant le temps d'établissement d'un équilibre élastique, on obtient pour le tenseur de déformation élastique :

$$\mathbf{A} = \left(1 + \epsilon \mathbf{A}^{(1)}\right) \mathbf{A}^{(0)}. \quad (1.43)$$

De telle sorte que $\mathbf{F}^{(0)} = \mathbf{A}^{(0)} \cdot \mathbf{G}$ et $\mathbf{F}^{(1)} = \mathbf{A}^{(1)}$. On peut maintenant définir le tenseur nominal incrémental :

$$\mathbf{S} = \mathbf{S}^{(0)} + \epsilon \mathbf{S}^{(1)}. \quad (1.44)$$

On insère maintenant l'équation (1.43) dans la définition (1.28) du tenseur nominal et on identifie le résultat obtenu avec l'équation (1.44). Ceci entraîne :

$$\mathbf{S}^{(0)} = J_G \mathbf{G}^{-1} \left. \frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \mathbf{A}} \right|_{\mathbf{A}^{(0)}} - p^{(0)} J_G \mathbf{G}^{-1} \left. \frac{\partial \mathcal{C}}{\partial \mathbf{A}} \right|_{\mathbf{A}^{(0)}} \quad (1.45)$$

et :

$$\begin{aligned} \mathbf{S}^{(1)} = & J_G \mathbf{G}^{-1} \left. \frac{\partial^2 \text{cal} \mathcal{W}}{\partial \mathbf{A} \partial \mathbf{A}} \right|_{\mathbf{A}^{(0)}} \mathbf{F}^{(1)} \mathbf{A}^{(0)} - J_G \mathbf{G}^{-1} p^{(1)} \left. \frac{\partial \mathcal{C}}{\partial \mathbf{A}} \right|_{\mathbf{A}^{(0)}} \\ & - J_G \mathbf{G}^{-1} p^{(0)} \left. \frac{\partial^2 \mathcal{C}}{\partial \mathbf{A} \partial \mathbf{A}} \right|_{\mathbf{A}^{(0)}} \mathbf{F}^{(1)} \mathbf{A}^{(0)}. \end{aligned} \quad (1.46)$$

Si maintenant on choisit d'exprimer le tenseur de contrainte nominal dans la configuration courante, plutôt que dans la configuration (fixe) de référence, on note ce tenseur $\mathbf{S}_0^{(1)}$ et il s'écrit :

$$\mathbf{S}_0^{(1)} \equiv J_F^{-1} \mathbf{F}^{(0)} \mathbf{S}^{(1)} = \mathcal{L} : \mathbf{F}^{(1)} - p^{(1)} J_A^{-1} \mathbf{A}^{(0)} \left. \frac{\partial \mathcal{C}}{\partial \mathbf{A}} \right|_{\mathbf{A}^{(0)}} - p^{(0)} \mathcal{C} : \mathbf{F}^{(1)}, \quad (1.47)$$

où l'on a défini les tenseurs \mathcal{L} et \mathcal{C} grâce aux relations suivantes :

$$\mathcal{L} : \mathbf{F}^{(1)} = J_A^{-1} \mathbf{A}^{(0)} \cdot \left. \frac{\partial^2 \mathcal{W}}{\partial \mathbf{A} \partial \mathbf{A}} \right|_{\mathbf{A}^{(0)}} \mathbf{F}^{(1)} \mathbf{A}^{(0)}, \quad (1.48)$$

$$\mathcal{C} : \mathbf{F}^{(1)} = J_A^{-1} \mathbf{A}^{(0)} \cdot \left. \frac{\partial^2 \mathcal{C}}{\partial \mathbf{A} \partial \mathbf{A}} \right|_{\mathbf{A}^{(0)}} \mathbf{F}^{(1)} \mathbf{A}^{(0)}. \quad (1.49)$$

En coordonnées courantes, l'équation d'équilibre incrémentale prend la forme :

$$\operatorname{div} \mathbf{S}_0^{(1)} = \mathbf{0}. \quad (1.50)$$

Cette équation s'accompagne de la contrepartie incrémentale de l'équation de contrainte :

$$\left. \frac{\partial C}{\partial \mathbf{A}} \right|_{\mathbf{A}^{(0)}} : \mathbf{A}^{(1)} \mathbf{A}^{(0)} = 0. \quad (1.51)$$

D'autre part, la condition au bord (1.30) devient :

$$(\mathbf{S}_0^{(1)})^T \vec{n} = \vec{T}_0^{(1)} \quad \text{sur } \partial \mathcal{B}_R. \quad (1.52)$$

Dans le cas où le système est soumis à une pression hydrostatique, l'équation (1.31) devient :

$$\vec{T}_0^{(1)} = -P^{(1)} \vec{n} - P \operatorname{Tr}(\mathbf{F}^{(1)}) + P (\mathbf{F}^{(1)})^T \vec{n}. \quad (1.53)$$

Dernièrement, mentionnons le cas particulier où l'équation $C(\mathbf{A}) = 0$ correspond à la contrainte d'incompressibilité. Dans ce cas, la formule (1.51) peut se réécrire, en vertu de (1.38) :

$$\operatorname{Tr}(\mathbf{A}^{(1)}) = 0, \quad (1.54)$$

qui correspond à la formule classique en élasticité linéaire. D'autre part, en utilisant une seconde identité due à Jacobi :

$$\frac{\partial^2 \det \mathbf{A}}{\partial \mathbf{A} \partial \mathbf{A}} : \mathbf{B} = \det \mathbf{A} \left\{ \left(\mathbf{A}^{-1} : \mathbf{B} \right) \cdot \mathbf{A}^{-1} - \mathbf{A}^{-1} \cdot \mathbf{B} \cdot \mathbf{A}^{-1} \right\}, \quad (1.55)$$

où \mathbf{B} est une matrice arbitraire, on trouve pour le tenseur \mathcal{C} la relation suivante :

$$\mathcal{C} : \mathbf{F}^{(1)} = -\mathbf{F}^{(1)}. \quad (1.56)$$

Conclusion du chapitre

On a défini dans ce chapitre introductif la problématique générale de cette thèse et on a introduit les outils nécessaires pour traiter le rôle de l'élasticité dans les tissus vivants en croissance. Le formalisme permettant d'incorporer la croissance est très général et peut être utilisé pour décrire différents processus impliquant une variation de volume, indépendamment de l'origine de cette variation. Afin d'éprouver cette théorie, il est nécessaire d'effectuer des prédictions comparables aux observations expérimentales. Dans cet objectif, on va se concentrer sur les objets fins, pour lesquels il est possible d'effectuer des travaux analytiques poussés.

2

Déformations spontanées des corps minces : des algues au papier gondolé

Après avoir souligné l'importance de l'élasticité dans le processus de morphogénèse dans le premier chapitre, on s'attache maintenant à explorer quantitativement la relation entre le champ de croissance et les déformations. Afin de confronter aux expériences l'approche théorique que nous venons de présenter, ainsi que pour dériver des résultats décrivant une large gamme de phénomènes, une approche analytique est particulièrement souhaitable. L'élasticité non linéaire est une théorie riche et complexe qui, en trois dimensions, ne rime généralement pas avec résultats analytiques généraux. Pour contourner cet obstacle, on choisit d'explorer en détails le cas des objets minces. En guise d'entrée en matière, on s'intéresse dans ce chapitre à la question suivante :

Comment se déforme un objet élastique mince, libre de toute contrainte extérieure, soumis à un champ de croissance arbitraire ?

En utilisant le formalisme introduit dans la section précédente, on construit ici une théorie permettant de répondre à cette question lorsque les déformations sont modérées. On étudie ensuite quelques applications possibles de cette théorie.

2.1 Présentation

Si les progrès de la biomécanique ont permis de développer des théories non linéaires puissantes, la complexité mathématique qu'elles impliquent restreint la portée des travaux analytiques au profit d'études numériques. Cette difficulté est bien connue des physiciens. Afin de surmonter cet obstacle et pouvoir mettre à l'épreuve des théories sophistiquées, une approche possible consiste à s'intéresser aux systèmes minces. Un corps fin est un objet tridimensionnel dont une des dimensions caractéristiques, traditionnellement appelée épaisseur, est faible devant les deux autres¹. En effet, cette spécificité géométrique autorise des simplifications drastiques permettant des études analytiques poussées (Ribe 2003). L'idée générale qui sous-tend ces simplifications est un développement asymptotique en puissance de l'épaisseur des équations du mouvement (ou d'équilibre) dont on ne retient qu'un nombre fini de termes pour décrire le comportement du système. Une seconde raison justifiant le recours à une simplification de ce type est donnée par l'abondance des objets fins dans la nature. Avant de développer une théorie adaptée à cette géométrie, on commence par illustrer cette diversité en donnant quelques exemples de la croissance d'objets minces, tirés notamment du développement végétal. On met également en parallèle ces structures apparaissant dans la nature avec celles observées dans des systèmes artificiels.

2.1.1 Objets minces dans la nature

Les feuilles et les pétales occupent une place centrale parmi les objets minces observés dans la nature. A titre illustratif, on présente maintenant l'exemple du muflier.

2.1.1.1 Le genre *Antirrhinum*

Le cas de l'*Antirrhinum*, cas d'école en génétique végétale, est particulièrement intéressant. Ce terme désigne un genre végétal qui recouvre notamment plusieurs espèces de mufliers. Bien étudié, il a permis ces dernières années de soulever plusieurs problèmes de morphogénèse florale qui mêlent élégamment génétique et géométrie (Coen *et al.* 2004). La croissance de ses pétales et de ses feuilles offrent deux situations illustrant bien la nécessité d'une description élastique de la croissance des objets minces.

Les pétales du muflier Les fleurs du genre *Antirrhinum* possède cinq pétales, soudées à leur base (la zone proximale) pour former le tube corollaire. La région distale des pétales forme un lobe, qui est en général lui-même subdivisé en une partie plus proximale appelée *lèvre* et une autre plus distale. La fleur possède une asymétrie dorso-ventrale avec deux pétales dorsaux, deux pétales latéraux et un pétale ventral. Ces trois derniers font office de plateforme pour les insectes. Les pétales latéraux et dorsaux sont asymétriques tandis que le pétale ventral possède une symétrie bilatérale. Plusieurs gènes ont été identifiés comme régulant la symétrie

1. Le cas des structures filamenteuses, pour lesquelles deux dimensions d'espace sont petites devant la troisième, permet également des simplifications drastiques des équations d'équilibre. La croissance des objets filiformes ne sera pas abordé dans ce mémoire mais soulève une large gamme de problèmes passionnants (Reinhardt 1892, Harold 1997, Goriely et Tabor 2003, Goldstein et Goriely 2006, Vandiver et Goriely 2008, Goriely *et al.* 2008).

des pétales : *CYCLOIDEA* (*CYC*), *DICHOTOMA* (*DICH*), *DIVARICATA* (*DIV*) et *CINCINNATA* (*CIN*). Ces gènes encodent des facteurs de transcription qui régulent notamment la croissance et la différenciation cellulaire et sont responsables de l'asymétrie dorso-ventrale (Luo *et al.* 1996; 1999, Galego et Almeida 2002, Crawford *et al.* 2004). Les gènes *CYC* et *DICH* sont normalement exprimés dans la partie dorsale des pétales. Si on empêche la fleur d'exprimer ces deux gènes (doubles mutants *CYC-DICH*), tous les pétales sont similaires aux pétales ventraux et sont symétriques. Dans les mutants *CIN*, tous les pétales possèdent une identité de type dorsal, comme illustré dans la figure 2.1. Par ailleurs, la sous-expression du gène *CIN* entrave la différenciation et les cellules apparaissent plates, en opposition avec le type sauvage où les cellules sont coniques.



FIGURE 2.1 – Comparaison du type sauvage et du mutant *CIN* de la fleur du muflier. Les images sont tirées de Crawford *et al.* (2004). (a) Vue latérale et (b) vue de face du type sauvage. (c) Vue latérale et (d) vue de face du type mutant *CIN*-756. Les figures (e) et (f) montrent les pétales disséqués et aplanis pour respectivement le type sauvage et mutant. Les images (i)-(xiv) sont des micrographies en microscopie électronique à différents emplacements montrant l'impact de la mutation sur la forme des cellules. Les acronymes *dl*, *lp* et *vp* désignent respectivement le lobe dorsal et les pétales latéraux et ventraux. *dt* et *vt* réfèrent aux tubes dorsaux et ventraux.

Comment alors les différences régionales d'expression de ces gènes peuvent-elles influencer la symétrie ? Une explication plausible serait une croissance différentielle entre les extrémités dorsale et ventrale des pétales. En fait il s'avère que c'est essentiellement l'anisotropie de la croissance qui est responsable de cette asymétrie (Rolland-Lagan *et al.* 2003, Coen *et al.* 2004). Cela soulève la question de savoir comment une direction préférentielle de croissance est spécifiée à une cellule. En fait cette question n'est pas encore résolue. En effet, si les morphogènes sont capables de *régionaliser* un tissu en apportant une information positionnelle aux cellules, le mécanisme qui permet à une molécule de *polariser* la croissance est encore inconnu (Swarup *et al.* 2000, Tree *et al.* 2002, Ma *et al.* 2003). Si le mécanisme à l'échelle moléculaire est inconnu, le modèle macroscopique que nous cherchons à développer doit pouvoir rendre compte des *effets* d'une croissance anisotrope.

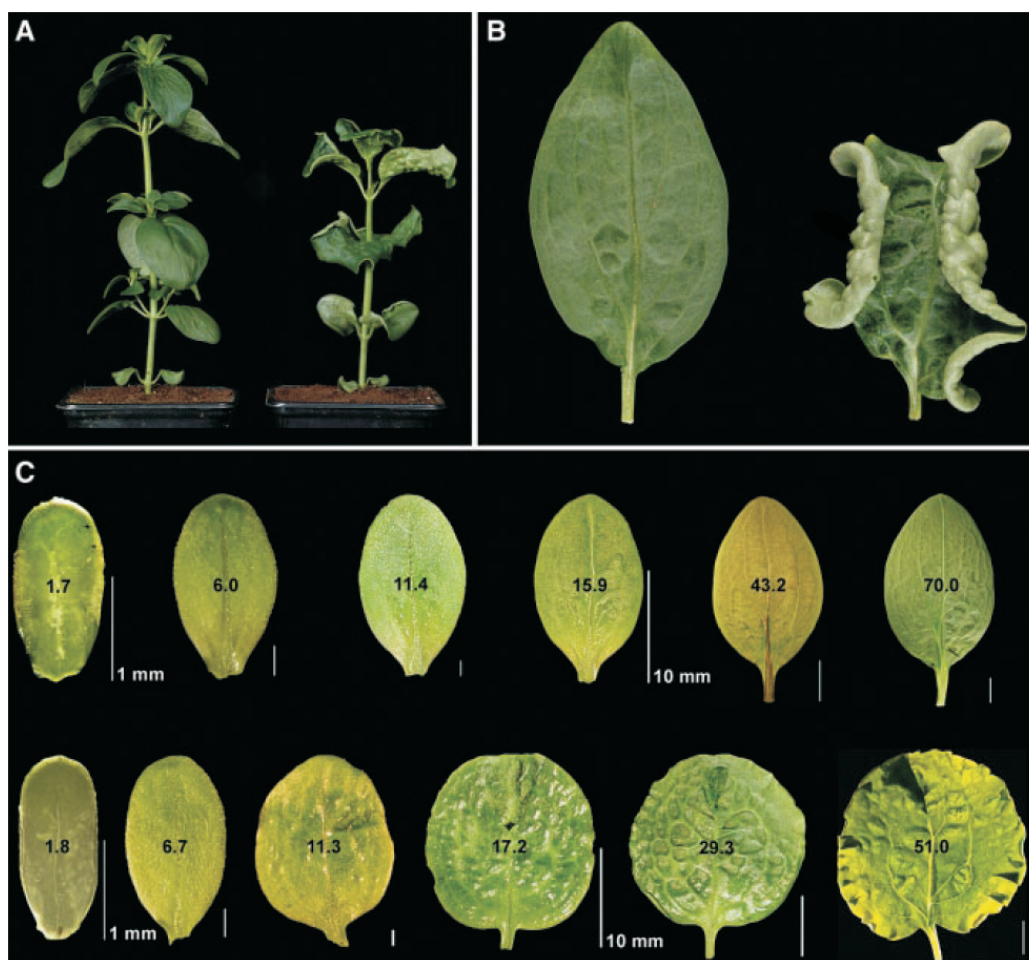


FIGURE 2.2 – Influence du gène CIN sur la courbure des feuilles du mufler. Les images sont tirées de Nath *et al.* (2003). (A) Phénotype d'un plant âgé d'un mois d'un mufler sauvage (gauche) et mutant (droit). (B) Feuilles matures sauvage et mutante. (C) Différentes étapes de la croissance des feuilles du mufler sauvage (haut) et mutant (bas). Les images sont ramenées à la même échelle de longueur et les chiffres en noir indiquent la taille en millimètres des feuilles.

Les feuilles du muflier Le gène *CIN* est particulièrement intéressant car il est également impliqué dans la régulation de la croissance des feuilles du muflier, affectant la forme, la taille et la courbure des feuilles (voir figure 2.2). La croissance des feuilles des espèces sauvages de muflier résulte normalement d'un équilibre entre la prolifération (hyperplasie) et l'élargissement des cellules (hypertrophie). Chez le mutant *CIN*, cet équilibre est perturbé et on observe (Nath *et al.* 2003) une croissance excessive à la marge de la feuille. Parallèlement à cette dérégulation de la croissance, le mutant *CIN* présente des feuilles déformées, particulièrement ondulées à leur périphérie. L'hypothèse avancée par Nath *et al.* (2003) pour expliquer ces structures consiste à supposer qu'il existe une molécule contrôlant le passage de la division à l'expansion cellulaire et que le gène *CIN* régule la sensibilité des cellules à cette molécule.

2.1.1.2 Des maladies géométriques



FIGURE 2.3 – Influence d'un géminivirus (ici le "Tomato yellow leaf curl virus") sur la forme des feuilles d'un plant de tomate. Image tirée de Cerkauskas (2004).

On peut mentionner également un autre problème du développement végétal. Si les exemples précédents illustrent bien le couplage entre la génétique et la géométrie, des pathogènes tels que les géminivirus, une famille de virus végétaux, sont capables de modifier de manière drastique la forme et la courbure de nombreuses plantes telles que les plants de tomates (voir figure 2.3), de coton, de tabac, etc. Ces virus sont transmis par des insectes tels que les *Aleyrodidae* (white flies). Ces virus ne possédant pas la capacité de se multiplier eux-mêmes, leur réplication repose sur la machinerie interne qui permet la division cellulaire. En fait, ceux-ci sont même capables d'activer des cellules complètement différenciées qui sont entrées dans un état quiescent (Nagar *et al.* 1995). Cette réactivation entraîne une prolifération cellulaire accrue, non contrôlée, qui donne

aux feuilles infectées un aspect boursoufflé. A notre connaissance, aucune analyse quantitative n'a néanmoins été effectuée pour relier l'hyperprolifération cellulaire et la forme des cloques observées dans ces tissus endommagés.

2.1.2 Systèmes artificiels minces

A la différence des systèmes vivants, les systèmes artificiels ne synthétisent pas de matière à partir de constituants simples. Dans certains cas néanmoins, ils peuvent présenter des variations de volumes, par exemple en absorbant de l'eau comme certains gels, ou en se dilatant sous l'effet de variations thermiques. Tout comme la matière vivante, ces fluctuations volumétriques donnent naissance à des contraintes résiduelles qui, en retour, engendrent diverses structures non triviales dont on donne maintenant quelques exemples.

2.1.2.1 Hydrogels

Les hydrogels sont des réseaux de polymères réticulés pouvant emprisonner via des interactions chimiques une très grande quantité d'eau. En effet, à partir d'un état sec, ceux-ci peuvent absorber jusqu'à plusieurs centaines de fois leur poids sec en eau. Pour cette raison, ils sont parfois qualifiés de gels hyperabsorbants et à ce titre ils ont trouvé de nombreuses applications industrielles, depuis la distribution localisée de médicaments jusqu'aux couches des nourrissons. Plus récemment, il a été suggéré que leur capacité à gonfler pouvait en faire un bon substitut pour étudier la croissance biologique, car plus facile à contrôler expérimentalement. Cet aspect sera étudié en détail dans le quatrième chapitre de ce mémoire et pour le moment nous nous contenterons d'évoquer l'expérience de Klein *et al.* (2007). En exploitant le fait que le taux de gonflage de certains gels pouvait être contrôlé thermiquement, les auteurs de cette étude ont pu créer de minces disques d'hydrogels dont la variation de volume est une fonction de la distance au centre du disque. Cette croissance « programmée » conduit à la formation de diverses structures, illustrées sur la figure 2.4. Lorsque le taux de croissance augmente avec la distance au centre, les surfaces obtenues ont une courbure de Gauss négative, ce qui conduit à la formation d'oscillations périodiques. A l'inverse, lorsque le taux de croissance diminue vers la périphérie, la courbure de Gauss induite est positive et on observe une forme de dôme.

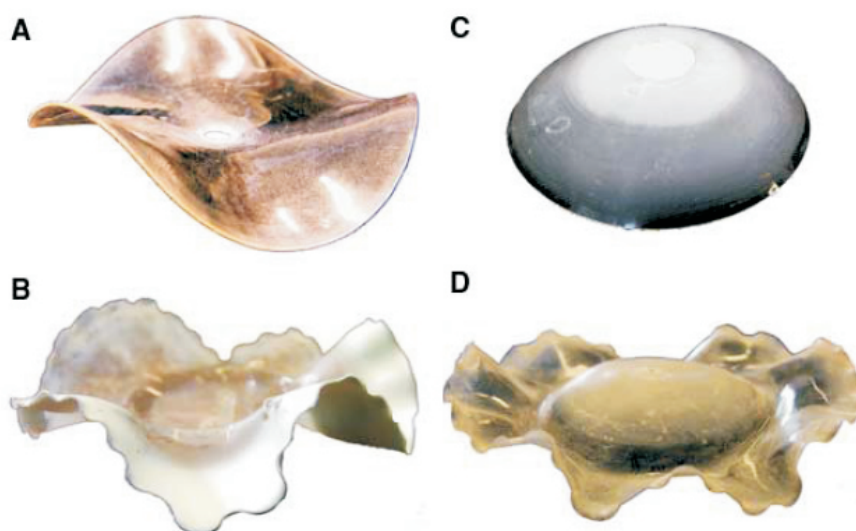


FIGURE 2.4 – Déformation d'un disque d'hydrogel gonflant différemment. La figure est tirée de Klein *et al.* (2007). (A) et (B) Le taux de gonflage est radialement symétrique et augmente avec la distance au centre. (C) Inversement, le centre gonfle plus rapidement que la périphérie. (D) Etat mixte : le taux de gonflage diminue en partant du centre, conduisant à la formation d'un dôme central, similaire à celui de la figure (C), et augmente ensuite pour former une structure ondulée à la périphérie du système.

Plus récemment, il a été suggéré que leur capacité à gonfler pouvait en faire un bon substitut pour étudier la croissance biologique, car plus facile à contrôler expérimentalement. Cet aspect sera étudié en détail dans le quatrième chapitre de ce mémoire et pour le moment nous nous contenterons d'évoquer l'expérience de Klein *et al.* (2007). En exploitant le fait que le taux de gonflage de certains gels pouvait être contrôlé thermiquement, les auteurs de cette étude ont pu créer de minces disques d'hydrogels dont la variation de volume est une fonction de la distance au centre du disque. Cette croissance « programmée » conduit à la formation de diverses structures, illustrées sur la figure 2.4. Lorsque le taux de croissance augmente avec la distance au centre, les surfaces obtenues ont une courbure de Gauss négative, ce qui conduit à la formation d'oscillations périodiques. A l'inverse, lorsque le taux de croissance diminue vers la périphérie, la courbure de Gauss induite est positive et on observe une forme de dôme.

2.1.2.2 Gastrulation et suspensions colloïdales

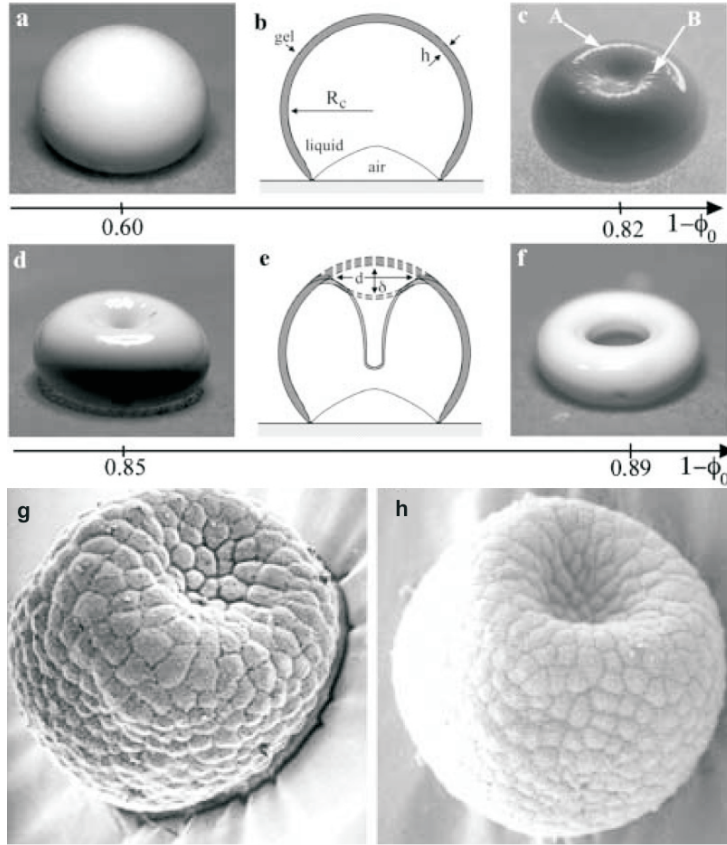


FIGURE 2.5 – Effondrement d’une coque colloïdale. La figure est tirée de [Pauchard et Couder \(2004\)](#). Les figures (a), (c), (d) et (f) représentent les différentes formes obtenues pour des fractions volumiques de particules colloïdales de plus en plus faibles. Les figures (b) et (e) sont des coupes schématiques illustrant la formation et l’invagination de la peau solide, ainsi que la croissance d’une bulle d’air, initialement piégée entre la goutte et l’interface hydrophobe. Les labels A et B indiquent l’emplacement de l’invagination et la formation de rides s’étendant radialement autour de cette dépression. Les figures (g) et (h) montrent l’invagination d’un embryon d’oursin (photographie de J.B. Morrill).

un processus fondamental de morphogénèse : la gastrulation. La similarité entre ces deux phénomènes est rendue d’autant plus frappante par la présence d’une seule dépression dans la goutte (en opposition avec les travaux de [Tsapis et al.](#) et des résultats classiques sur l’effondrement des coques minces). Les auteurs attribuent cette spécificité à l’hétérogénéité des propriétés mécaniques de la coquille (elle est plus mince au niveau de la dépression), une particularité également observée dans la gastrulation (cela est du à la transition épithélio-mésenchymateuse, évoquée au premier chapitre de ce mémoire).

Une autre belle illustration de déformation spontanée dans des systèmes artificiels est observée durant le séchage de suspensions colloïdales. Une goutte contenant un mélange de particules colloïdales et de solvant est posée sur un substrat hydrophobe ([Pauchard et Couder 2004](#)) ou maintenue en lévitation au-dessus d’une plaque chauffante ([Tsapis et al. 2005](#)). Dans ces conditions, elle adopte une forme approximativement sphérique et s’évapore progressivement. La déperdition de liquide étant localisée à l’interface air/goutte une transition liquide-gel s’effectue à la surface du système, conduisant à la formation d’une peau solide enveloppant la goutte. Les forces compressives induites par la perte de masse s’accompagnent alors d’un effondrement de cette coquille solide, conduisant éventuellement à une transition topologique (illustrée dans la figure 2.5). Une observation au microscope électronique d’une goutte à l’issue de l’expérience révèle effectivement une structure de coque creuse ([Tsapis et al. 2005](#)). En conclusion de leur étude, [Pauchard et Couder](#) mettent en parallèle leurs observations avec

2.2 Le modèle

L'objectif de cette section est de développer un modèle capable de décrire la croissance des objets minces. Ce modèle doit être capable de décrire les déformations relativement larges² (géométriquement non linéaires) des tissus biologiques (matériellement non linéaires) et doit pouvoir représenter une large gamme de processus de variation de volume (décomposition de Kröner-Lee). Pour répondre à ces exigences, on cherche à généraliser les équations découvertes indépendamment par Föppl (1907) et von Kármán (1907). On trouve ces équations dans la plupart des manuels d'élasticité (Landau et Lifchitz 1990) mais une justification rigoureuse est notamment due à Ciarlet (1980). Dans cet article, Ciarlet souligne deux failles importantes de ce système d'équations : (i) l'hypothèse de membrane, pour laquelle aucune évaluation n'est apportée, théoriquement ou expérimentalement ; (ii) une relation constitutive linéaire entre le tenseur des contraintes et une mesure non linéaire de la déformation. En prenant comme point de départ les équations de l'élasticité non linéaire, le point (ii) peut en fait être éclairci (Erbay 1997). Le calcul présenté ici, quoique moins formel, s'articule également sur la théorie tridimensionnelle de l'élasticité non linéaire mais prend en compte le processus de croissance. On discutera du point (i) dans le troisième chapitre de ce mémoire.

2.2.1 Formulation du problème

2.2.1.1 Notations

On considère ici une plaque rectangulaire mince, de dimensions transverses L_X et L_Y toutes deux d'ordre L , grandes devant l'épaisseur de la plaque que l'on note H . On suppose que la plaque est initialement plane et sans contrainte. On utilise un système de coordonnées cartésien $\vec{E}_X, \vec{E}_Y, \vec{E}_Z$, dont l'origine se trouve au centre de la plaque et, dans sa configuration de référence, la place \vec{X} de chaque point matériel s'écrit :

$$\vec{X} = X\vec{E}_X + Y\vec{E}_Y + Z\vec{E}_Z = X_i\vec{E}_i. \quad (2.1)$$

Dans l'esprit des modèles de plaques classiques, on s'intéresse à des déplacements d'amplitude relativement faible par rapport à la dimension transverse L de la plaque. Par conséquent, il est judicieux d'introduire maintenant le champ de déplacement \vec{U} tel que :

$$\vec{U} = \vec{x} - \vec{X} = U(X, Y, Z)\vec{E}_X + V(X, Y, Z)\vec{E}_Y + (W(X, Y, Z) + \zeta(X, Y))\vec{E}_Z, \quad (2.2)$$

avec la convention que $W(X, Y, 0) = 0$ de tel sorte que $\zeta(X, Y)$ soit le déplacement de la surface médiane de la plaque. Dans les théories de plaques de type Föppl-von Kármán, les déplacements U et V sont d'ordre ζ^2/L et le déplacement transverse³ est petit devant L i.e $\zeta \ll L$ et au moins d'ordre H i.e $\zeta \gtrsim H$. Ces ordres de grandeur peuvent sembler quelque peu restrictifs, mais il convient de noter que ce type de théorie est bien adapté à la description du processus de flambage, qui, comme on l'a vu, est communément observé dans la nature.

2. On précisera rapidement le sens que l'on donne à « relativement large » ; pour le moment, il signifie que l'on ne se restreint pas à des déformations linéaires.

3. Aussi appelé déflexion.

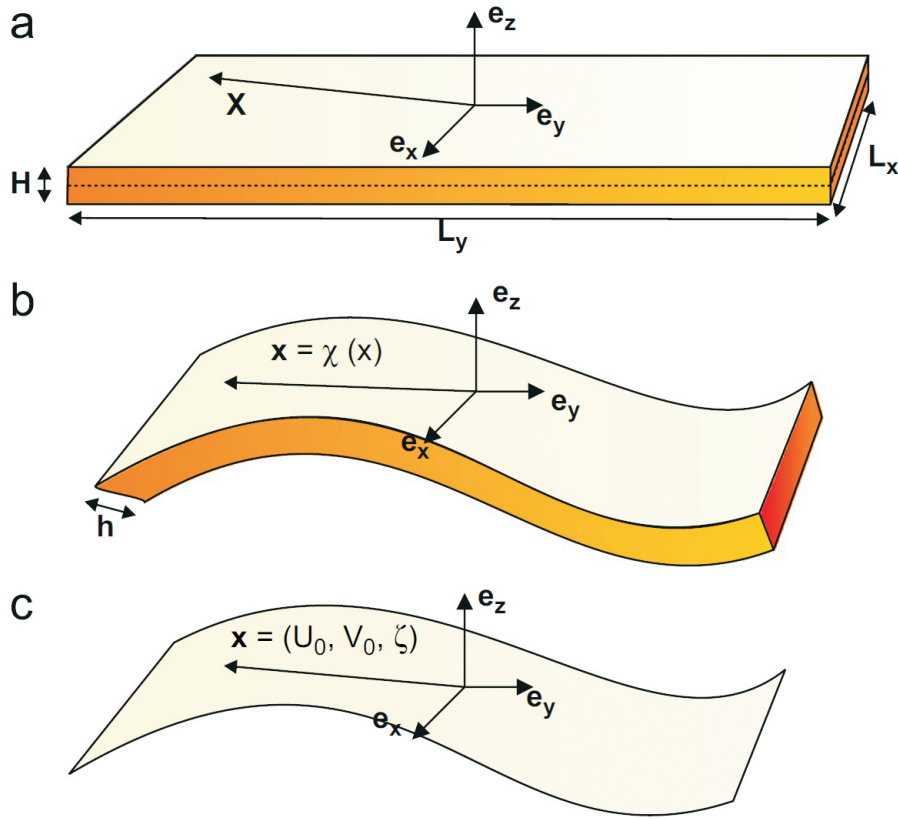


FIGURE 2.6 – Schéma illustrant les notations pour la déformation d'une plaque mince.

D'autre part, cette théorie permet également d'analyser divers comportements complexes de « post-flambage », tels que le froissage. Pour ces raisons, on adoptera ces ordres de grandeurs pour les déplacements.

Le tenseur de déformation géométrique \mathbf{F} se décompose alors selon :

$$\mathbf{F} = \mathbf{I} + \frac{\partial \vec{U}}{\partial \vec{X}} \equiv \mathbf{I} + \mathbf{D} \quad \text{soit} \quad F_{ij} = \delta_{ij} + \frac{\partial U_i}{\partial X_j}. \quad (2.3)$$

Le tenseur de déformation élastique \mathbf{A} , relié à \mathbf{F} par la décomposition multiplicative (1.16), s'écrit alors :

$$\mathbf{A} = \mathbf{G}^{-1} + \mathbf{D}\mathbf{G}^{-1} \quad \text{soit} \quad A_{ij} = \delta_{ik}G_{kj}^{-1} + \frac{\partial U_i}{\partial X_k}G_{kj}^{-1}. \quad (2.4)$$

D'autre part, on peut également décomposer le tenseur de croissance sous la forme :

$$\mathbf{G} = \mathbf{I} + \mathbf{g}. \quad (2.5)$$

Les composantes du tenseur \mathbf{g} sont appelées taux de croissance cumulés et décrivent localement la variation de la quantité de matière par unité de volume. Il est possible de se

restreindre aux tenseurs \mathbf{G} symétriques en incorporant dans \mathbf{A} la partie orthogonale de la décomposition polaire de \mathbf{G} . Nous n'adopterons pas cette approche ici mais nous vérifierons ultérieurement l'invariance des résultats sous la transformation $\mathbf{G} \rightarrow \mathbf{G}^T$. Afin de développer une théorie de type Föppl-von Kármán, on va supposer maintenant que les composantes du tenseur \mathbf{g} sont petites devant l'unité⁴. Si cela peut sembler restrictif, il convient de se rappeler qu'une croissance homogène isotrope n'induit pas de contraintes résiduelles⁵ et qu'un tel état peut être utilisé comme un état de référence. D'autre part, l'épaisseur étant petite, on négligera les variations de croissance dans la direction transverse Z . En dernier lieu, on se restreindra au cas où l'épaisseur de la plaque reste constante et on supposera donc que la composante g_{33} est nulle. Cette hypothèse simplifie grandement le calcul que nous présentons à présent et, hormis une certaine lourdeur calculatoire, elle peut être relaxée sans induire de difficulté conceptuelle.

2.2.1.2 Hypothèse de membrane

Les conditions aux limites à appliquer sur les faces de l'objet élastique sont données par la relation (1.30) :

$$\mathbf{T}\vec{n} = \vec{t} \quad \text{sur } \partial\mathcal{B}_C, \quad (2.6)$$

où \vec{t} est la traction appliquée à la surface du corps. Néanmoins, on va supposer que ces forces sont nettement plus faibles que les contraintes typiques apparaissant au sein de la plaque et on écrit $\mathbf{T}\vec{n} = \vec{0}$ sur $\partial\mathcal{B}_C$. D'autre part, puisque la déflexion de la plaque est petite devant la dimension latérale ($\zeta \ll L$), on peut supposer $\vec{n} \sim \vec{E}_Z$ et donc :

$$\mathbf{T}\vec{E}_Z = \vec{0} \quad \text{sur } \partial\mathcal{B}_C. \quad (2.7)$$

Puisque cette relation est valable de part et d'autre de la plaque et que celle-ci est mince, on fait l'hypothèse dite de *membrane* (Haughton 2001) qui postule la validité de cette dernière relation partout dans \mathcal{B}_C . Cette relation est amplement discutée mais n'a pas été prouvée théoriquement. On verra plus loin dans ce mémoire que l'on peut, dans certains cas, justifier cette hypothèse.

On peut maintenant exprimer le tenseur de Cauchy \mathbf{T} en termes des principaux invariants \mathcal{I}_1 et \mathcal{I}_2 . Pour cela on utilise les relations suivantes :

$$\frac{\partial \mathcal{I}_1}{\partial \mathbf{A}} = 2\mathbf{A}^T \quad \text{et} \quad \frac{\partial \mathcal{I}_2}{\partial \mathbf{A}} = 2 \left(\mathcal{I}_1 \mathbf{I} - \mathbf{A}\mathbf{A}^T \right) \mathbf{A}^T. \quad (2.8)$$

On obtient donc l'expression suivante pour \mathbf{T} :

$$\mathbf{T} = 2 \frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \mathcal{I}_1} \mathbf{A}\mathbf{A}^T + 2 \frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \mathcal{I}_2} (\mathcal{I}_1 \mathbf{A}\mathbf{A}^T - \mathbf{A}\mathbf{A}^T \mathbf{A}\mathbf{A}^T) - p\mathbf{I}. \quad (2.9)$$

En introduisant le tenseur de Cauchy-Green élastique $\mathbf{L} = \frac{1}{2} (\mathbf{A}\mathbf{A}^T - \mathbf{I})$, on peut réécrire (2.9) sous la forme :

4. Plus précisément, g_{ij} est d'ordre ζ/L si un des indices i ou j est égal à 3 et sinon d'ordre $(\zeta/L)^2$.
5. Cela n'est pas vrai si la plaque est contrainte latéralement par exemple.

$$\begin{aligned}
\mathbf{T} &= 2 \left(\frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \mathcal{I}_1} + \frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \mathcal{I}_2} \mathcal{I}_1 \right) (\mathbf{I} + 2\mathbf{L}) - 2 \frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \mathcal{I}_2} (\mathbf{I} + 2\mathbf{L})^2 - p\mathbf{I} \\
&= 2 \left(\frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \mathcal{I}_1} + 2 \frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \mathcal{I}_2} (1 + \text{Tr} \mathbf{L}) \right) \mathbf{I} + 4 \left(\frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \mathcal{I}_1} + \frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \mathcal{I}_2} \right) \mathbf{L} - 8 \frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \mathcal{I}_2} \mathbf{L}^2 - p\mathbf{I}. \quad (2.10)
\end{aligned}$$

Appliquons maintenant l'hypothèse de membrane en utilisant la relation (2.9). En utilisant la relation (2.4) et les ordres de grandeur supposés pour ζ , U et V , les deux relations $(\mathbf{T}\vec{E}_Z)_X = (\mathbf{T}\vec{E}_Z)_Y = 0$ impliquent, à l'ordre dominant :

$$\frac{\partial U}{\partial Z} = - \left(\frac{\partial W}{\partial X} + \frac{\partial \zeta}{\partial X} - g_{13} - g_{31} \right) + o[\epsilon_1, \epsilon_2^2], \quad (2.11)$$

$$\frac{\partial V}{\partial Z} = - \left(\frac{\partial W}{\partial Y} + \frac{\partial \zeta}{\partial Y} - g_{23} - g_{32} \right) + o[\epsilon_1, \epsilon_2^2], \quad (2.12)$$

où $\epsilon_1 = H/L$ et $\epsilon_2 = \zeta/L$. D'autre part, puisque H est petit, on peut développer en série de Taylor $W(X, Y, Z) = Z \partial_Z W|_{Z=0}$, en vertu de la définition (2.2) du champ de déplacement. W est donc au plus d'ordre H et on peut donc intégrer les relations précédentes pour obtenir :

$$U(X, Y, Z) = -Z \left(\frac{\partial \zeta}{\partial X} - g_{13} - g_{31} \right) + U^{(0)}(X, Y) + o[\epsilon_1, \epsilon_2^2], \quad (2.13)$$

$$V(X, Y, Z) = -Z \left(\frac{\partial \zeta}{\partial Y} - g_{23} - g_{32} \right) + V^{(0)}(X, Y) + o[\epsilon_1, \epsilon_2^2] \quad (2.14)$$

Les constantes d'intégration $U^{(0)}(X, Y)$ et $V^{(0)}(X, Y)$ sont les composantes tangentes au plan de la membrane du champ de déplacement de la surface médiane. Dans la suite, un exposant $^{(0)}$ indique une quantité évaluée en $Z = 0$. En fonction de l'ordre de grandeur de ces quantités, plusieurs modèles peuvent être développés. Par exemple, si $U^{(0)} \sim V^{(0)} \sim \zeta$ alors les termes faisant intervenir la variation de ζ peuvent être négligés et on est conduit à une théorie de type membrane, décrivant essentiellement la traction d'une plaque et négligeant les effets induits par sa flexion. En revanche, pour des déplacements $U^{(0)}$ et $V^{(0)}$ d'ordre ζ^2/L , les effets de flexion et de traction sont du même ordre (pour $\zeta \sim H$). On adopte dès à présent cet ordre de grandeur pour les déplacements en $Z = 0$. En appliquant maintenant la relation $(\mathbf{T}\vec{E}_Z)_Z = 0$, on obtient pour le champ de pression l'expression suivante :

$$p = 2 \left(\frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \mathcal{I}_1} + \mathcal{I}_1 \frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \mathcal{I}_2} \right) (\mathbf{A}\mathbf{A}^T)_{ZZ} - 2 \frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \mathcal{I}_2} (\mathbf{A}\mathbf{A}^T \mathbf{A}\mathbf{A}^T)_{ZZ}. \quad (2.15)$$

On peut réécrire l'équation précédente pour obtenir :

$$p = 2 \left(\frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \mathcal{I}_1} + 2 \frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \mathcal{I}_2} (1 + \text{Tr} \mathbf{L}) \right) + 4 \left(\frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \mathcal{I}_1} + \frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \mathcal{I}_2} \right) \mathbf{L}_{ZZ} - 8 \frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \mathcal{I}_2} (\mathbf{L}^2)_{ZZ}. \quad (2.16)$$

On insère maintenant la relation précédente dans (2.9) pour obtenir :

$$\mathbf{T} = 4 \left(\frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \mathcal{I}_1} + \frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \mathcal{I}_2} \right) (\mathbf{L} - L_{ZZ} \mathbf{I}) - 8 \frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \mathcal{I}_2} (\mathbf{L}^2 - (\mathbf{L}^2)_{ZZ} \mathbf{I}). \quad (2.17)$$

2.2.1.3 Relation d'incompressibilité

Afin d'éliminer la fonction $W(X, Y, Z)$, on peut utiliser la relation d'incompressibilité $\det \mathbf{A} = 1$. En appliquant la relation jusqu'à l'ordre $[\epsilon_1^2, \epsilon_2^3]$, on peut exprimer les dérivées de W par rapport à Z en termes de $U^{(0)}$, $V^{(0)}$ et ζ . En conséquence, les dépendances en Z sont isolées et on est ramené à l'étude de trois fonctions de X et Y seulement. A l'ordre dominant, une brève inspection de la relation d'incompressibilité implique $W \sim H\zeta^2/L^2$ et on montre alors que $(\mathbf{A}\mathbf{A}^T - \mathbf{I})_{ZZ}^{(0)} = (\mathbf{A}^T\mathbf{A} - \mathbf{I})_{ZZ}^{(0)} \sim \epsilon_2^2$, d'une part, et que $(\mathbf{L}^2)_{ZZ} \sim \epsilon_2^4$, d'autre part. Cela nous permet de restreindre la relation (2.17) pour le tenseur des contraintes *sur la surface médiane* :

$$\mathbf{T}^{(0)} = 4(c_{10} + c_{01}) (\mathbf{L}^{(0)} - L_{ZZ}^{(0)} \mathbf{I}) + o[\epsilon_2^3], \quad (2.18)$$

où on a utilisé la définition (1.21) qui introduit les coefficients c_{10} et c_{01} . La relation d'incompressibilité implique par ailleurs :

$$\mathbf{L}_{kk}^{(0)} = 0. \quad (2.19)$$

Cette dernière expression peut être obtenue en remarquant que, pour des déplacements petits, on a le développement de Taylor suivant pour le déterminant :

$$\det \mathbf{A} \sim 1 + \text{Tr}(\mathbf{A} - \mathbf{I}) + \frac{1}{2} \left\{ \text{Tr}^2(\mathbf{A} - \mathbf{I}) - \text{Tr}(\mathbf{A} - \mathbf{I})^2 \right\} + o[(\mathbf{A} - \mathbf{I})^3]. \quad (2.20)$$

Si on note que, en $Z = 0$, on a $(\mathbf{A} - \mathbf{I})_{\alpha\beta}^{(0)} \sim (\mathbf{A} - \mathbf{I})_{ZZ}^{(0)} \sim \epsilon_2^2$, la condition d'incompressibilité $\det \mathbf{A} = 1$ se réécrit, en utilisant la formule de Jacobi (2.20) :

$$(\mathbf{A} - \mathbf{I})_{kk}^{(0)} - \frac{1}{2} (\mathbf{A} - \mathbf{I})_{Zk}^{(0)} (\mathbf{A} - \mathbf{I})_{kZ}^{(0)} + o[\epsilon_2^3] = 0. \quad (2.21)$$

Maintenant les formules (2.13) et (2.14) impliquent que $(\mathbf{A} - \mathbf{I})_{Zk}^{(0)} = -(\mathbf{A} - \mathbf{I})_{kZ}^{(0)}$ et par conséquent :

$$(\mathbf{A} - \mathbf{I})_{kk}^{(0)} + \frac{1}{2} (\mathbf{A} - \mathbf{I})_{Zk}^{(0)} (\mathbf{A} - \mathbf{I})_{Zk}^{(0)} + o[\epsilon_2^3] = 0. \quad (2.22)$$

Cela entraîne :

$$\text{Tr}(\mathbf{A} - \mathbf{I})^{(0)} + \frac{1}{2} \text{Tr} \left\{ (\mathbf{A} - \mathbf{I})^{(0)} \cdot (\mathbf{A} - \mathbf{I})^{(0)T} \right\} + o[\epsilon_2^3] = 0, \quad (2.23)$$

et prouve la validité de l'équation (2.19) jusqu'à l'ordre 3 en ϵ_2 .

2.2.1.4 Equation constitutive universelle

D'autre part, ces ordres de grandeur entraînent l'expression simple pour les composantes dans le plan du tenseur \mathbf{L} :

$$L_{\alpha\beta}^{(0)} = \frac{1}{2} \left(-g_{\alpha\beta} - g_{\beta\alpha} - g_{3\alpha}g_{3\beta} + \frac{\partial U_{\alpha}^{(0)}}{\partial X_{\beta}} + \frac{\partial U_{\beta}^{(0)}}{\partial X_{\alpha}} + \frac{\partial \zeta}{\partial X_{\alpha}} \frac{\partial \zeta}{\partial X_{\beta}} \right) + o[\epsilon_2^3]. \quad (2.24)$$

Soit pour la restriction au plan du tenseur de contrainte en coordonnées cartésiennes :

$$\mathbf{T}_{\alpha\beta}^{(0)} = 4(c_{10} + c_{01}) \left(\mathbf{L}_{\alpha\beta}^{(0)} + L_{\gamma\gamma}^{(0)} \mathbf{I} \right) + o[\epsilon_2^3]. \quad (2.25)$$

Par analogie avec la formule classique (abusivement appelée loi de Hooke) pour un matériau incompressible :

$$\mathbf{T} = \frac{2E}{3} (\mathbf{L} - p\mathbf{I}). \quad (2.26)$$

On peut définir un module de Young effectif *sur la surface neutre* par la relation :

$$E = 6(c_{10} + c_{01}). \quad (2.27)$$

On voit déjà que l'on a retrouvé, sur la surface médiane, une expression qui se réduit à la formule classique en l'absence de croissance, c'est-à-dire quand les fonctions $g_{\alpha\beta}$ sont nulles. De plus, on est ramené au cas où il n'y a plus lieu de faire de distinction entre les différents tenseurs de contrainte et, à l'ordre 3 en ϵ_2 , les premier et second tenseurs de Piola-Kirchhoff, ainsi que le tenseur de Cauchy sont identiques. Cette relation constitutive, qui relie le tenseur de contrainte au tenseur de déformation élastique, est valable pour n'importe quel matériau. Sans écrire les valeurs pour les dérivées de W , un peu lourdes, on peut néanmoins écrire les expressions pour les invariants, toujours à l'ordre qui nous intéresse :

$$\mathcal{I}_1^{(0)} = 3 + o[\epsilon_2^3], \quad \mathcal{I}_1^{(1)} = o[\epsilon_2^2], \quad (2.28)$$

$$\mathcal{I}_1^{(2)} = 4 \left(\left(\frac{\partial}{\partial X} \left(\frac{\partial \zeta}{\partial X} - g_{31} - g_{13} \right) + \frac{\partial}{\partial Y} \left(\frac{\partial \zeta}{\partial Y} - g_{32} - g_{23} \right) \right)^2 - \mathbb{A} \right) + o[\epsilon_2^3], \quad (2.29)$$

et

$$\mathcal{I}_2^{(0)} = 3 + o[\epsilon_2^3], \quad \mathcal{I}_2^{(1)} = o[\epsilon_2^2], \quad \mathcal{I}_2^{(2)} = \mathcal{I}_1^{(2)}, \quad (2.30)$$

où \mathbb{A} représente le terme :

$$\begin{aligned} \mathbb{A} = & [\zeta, \zeta] + \frac{\partial}{\partial X} \left(\frac{\partial (g_{13} + g_{31})}{\partial Y} \frac{\partial \zeta}{\partial Y} - \frac{\partial (g_{23} + g_{32})}{\partial Y} \frac{\partial \zeta}{\partial X} \right) \\ & + \frac{\partial}{\partial Y} \left(\frac{\partial (g_{23} + g_{32})}{\partial X} \frac{\partial \zeta}{\partial X} - \frac{\partial (g_{13} + g_{31})}{\partial X} \frac{\partial \zeta}{\partial Y} \right) + \mathbb{B}, \end{aligned} \quad (2.31)$$

et où le crochet $[a, b]$ désigne l'opérateur local défini par :

$$[a, b] = \frac{1}{2} \frac{\partial^2 a}{\partial X^2} \frac{\partial^2 b}{\partial Y^2} + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 a}{\partial Y^2} \frac{\partial^2 b}{\partial X^2} - \frac{\partial^2 a}{\partial X \partial Y} \frac{\partial^2 b}{\partial X \partial Y}, \quad (2.32)$$

et \mathbb{B} est un opérateur différentiel indépendant de ζ sans importance pour la procédure variationnelle.

2.2.2 Equations d'équilibre

2.2.2.1 Développement asymptotique de la densité d'énergie

On possède maintenant tous les éléments nécessaires pour dériver les équations d'équilibre. L'énergie potentielle élastique totale \mathcal{E} du système est donnée par la formule (1.17) :

$$\mathcal{E} = \int_{\mathcal{B}_R} J_G \mathcal{W}(\mathcal{I}_1, \mathcal{I}_2) dV_R = \int_{-H/2}^{H/2} \int_{-L_X/2}^{L_X/2} \int_{-L_Y/2}^{L_Y/2} J_G \mathcal{W}(\mathcal{I}_1, \mathcal{I}_2) dXdYdZ. \quad (2.33)$$

Il n'est pas nécessaire d'introduire ici de contrainte d'incompressibilité car cette contrainte a déjà été prise en compte dans les calculs précédents. Puisque la variable Z appartient à l'intervalle $[-H/2, H/2]$, on peut développer les invariants \mathcal{I}_1 et \mathcal{I}_2 en puissance de Z :

$$\mathcal{I}_1 = \mathcal{I}_1^{(0)} + \mathcal{I}_1^{(1)} Z + \mathcal{I}_1^{(2)} Z^2 + o(Z^2), \quad \mathcal{I}_2 = \mathcal{I}_2^{(0)} + \mathcal{I}_2^{(1)} Z + \mathcal{I}_2^{(2)} Z^2 + o(Z^2). \quad (2.34)$$

Utilisons maintenant (2.34) pour intégrer (2.33) selon Z :

$$\mathcal{E} = \mathcal{E}_{stretch} + \mathcal{E}_{bending} \quad (2.35)$$

avec

$$\mathcal{E}_{stretch} = H \int_{-L_X/2}^{L_X/2} \int_{-L_Y/2}^{L_Y/2} \Psi_1 dXdY \equiv H \iint_{\mathcal{D}} \Psi_1 dS, \quad \mathcal{E}_{bending} = \frac{H^3}{12} \iint_{\mathcal{D}} \Psi_2 dS, \quad (2.36)$$

et

$$\Psi_1 = J \mathcal{W}(\mathcal{I}_1^{(0)}, \mathcal{I}_2^{(0)}), \quad (2.37)$$

ainsi que

$$\Psi_2 = J \left\{ \mathcal{I}_1^{(2)} \frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \mathcal{I}_1} + \mathcal{I}_2^{(2)} \frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \mathcal{I}_2} + \mathcal{I}_1^{(1)} \mathcal{I}_2^{(1)} \frac{\partial^2 \mathcal{W}}{\partial \mathcal{I}_1 \partial \mathcal{I}_2} + \frac{1}{2} \left(\mathcal{I}_1^{(1)^2} \frac{\partial^2 \mathcal{W}}{\partial \mathcal{I}_1^2} + \mathcal{I}_2^{(1)^2} \frac{\partial^2 \mathcal{W}}{\partial \mathcal{I}_2^2} \right) \right\}. \quad (2.38)$$

Une inspection de (2.38) et des relations (2.28), (2.29) et (2.30) permet de montrer que :

$$\mathcal{E}_{bending} = \frac{EH^3}{18} \iint_{\mathcal{D}} \left\{ \left(\Delta \zeta - \underbrace{\frac{\partial}{\partial X} (g_{31} + g_{13}) - \frac{\partial}{\partial Y} (g_{32} + g_{23})}_{\phi} \right)^2 - \mathbb{A} \right\} dS. \quad (2.39)$$

Dans cette dernière formule, le terme $\Delta\zeta$ représente la courbure moyenne de la surface neutre, au premier ordre en ζ . La fonction $\phi = \text{Div} \mathbf{G} \mathbf{G}^T \cdot \vec{E}_Z$ s'interprète comme une *courbure préférentielle*. En effet plus la courbure de la surface se rapproche de la courbure préférentielle, plus l'énergie de courbure du système diminue. Néanmoins, si il existe toujours une surface mathématique possédant une courbure moyenne égale en tout point à ϕ , cette surface n'est pas nécessairement physiquement réalisable. En effet, la surface mathématique de courbure ϕ peut contenir des trous ou s'auto-intersecter. Dans ce cas, l'énergie de courbure de la surface physique ne peut pas être nulle et des contraintes résiduelles sont présentes. Il convient également de vérifier ici l'invariance de l'énergie lors d'une rotation autour d'un axe perpendiculaire à la surface médiane à l'équilibre. Les fonctions $\Delta\zeta$ et $[\zeta, \zeta]$, qui sont respectivement les courbures moyenne et de Gauss, sont bien invariantes sous cette transformation. D'autre part la fonction ϕ ainsi que les termes contenus dans \mathbb{A} peuvent s'écrire comme les projections sur l'axe Z de la divergence d'un tenseur et, par conséquent, sont également invariants lors d'un changement de référentiel.

2.2.2.2 Procédure variationnelle

Dans un premier temps, on calcule la variation de l'énergie de courbure $\delta \mathcal{E}_{bending}$:

$$\delta \mathcal{E}_{bending} = \frac{EH^3}{18} \iint_{\mathcal{D}} \delta \left\{ (\Delta\zeta - \phi)^2 - \mathbb{A} \right\} dS. \quad (2.40)$$

Intéressons-nous tout d'abord au premier terme de cette intégrale :

$$\begin{aligned} \frac{1}{2} \delta (\Delta\zeta - \phi)^2 &= (\Delta\zeta - \phi) \Delta\delta\zeta = (\Delta\zeta - \phi) \nabla \cdot \nabla \delta\zeta \\ &= \nabla \cdot [(\Delta\zeta - \phi) \nabla \delta\zeta] - \nabla \delta\zeta \cdot \nabla (\Delta\zeta - \phi) \\ &= \nabla \cdot [(\Delta\zeta - \phi) \nabla \delta\zeta] - \nabla \cdot [\delta\zeta \nabla (\Delta\zeta - \phi)] + \delta\zeta (\Delta^2 \zeta - \Delta\phi). \end{aligned} \quad (2.41)$$

On peut transformer les intégrales de surface faisant intervenir les deux premiers termes de l'équation (2.41) en intégrales de contour, c'est-à-dire en contributions aux conditions aux limites. On a :

$$\iint_{\mathcal{D}} \nabla \cdot ((\Delta\zeta - \phi) \nabla \delta\zeta) dS = \oint_{\mathcal{C}} (\Delta\zeta - \phi) (\vec{n} \cdot \nabla \delta\zeta) dL = \oint_{\mathcal{C}} (\Delta\zeta - \phi) \frac{\partial \delta\zeta}{\partial n} dL \equiv \mathcal{C}_1, \quad (2.42)$$

où \vec{n} et \vec{l} sont respectivement la normale et la tangente au contour et θ est l'angle entre la normale \vec{n} et l'axe des X . On trouve également :

$$\iint_{\mathcal{D}} \nabla \cdot (\delta\zeta \nabla (\Delta\zeta - \phi)) dS = \oint_{\mathcal{C}} \delta\zeta \frac{\partial (\Delta\zeta - \phi)}{\partial n} dL \equiv \mathcal{C}_2. \quad (2.43)$$

D'autre part la variation de la courbure de Gauss s'écrit :

$$\delta[\zeta, \zeta] = \frac{\partial}{\partial X} \left(\frac{\partial \delta\zeta}{\partial Y} \frac{\partial^2 \zeta}{\partial Y \partial X} - \frac{\partial \delta\zeta}{\partial X} \frac{\partial^2 \zeta}{\partial Y^2} \right) + \frac{\partial}{\partial Y} \left(\frac{\partial \delta\zeta}{\partial X} \frac{\partial^2 \zeta}{\partial Y \partial X} - \frac{\partial \delta\zeta}{\partial Y} \frac{\partial^2 \zeta}{\partial X^2} \right), \quad (2.44)$$

c'est-à-dire comme la divergence d'un vecteur. La variation du terme \mathbb{A} peut s'écrire comme une intégrale de contour que l'on note \mathcal{C}_3 :

$$\begin{aligned} \mathcal{C}_3 \equiv & \oint_{\mathcal{C}} \frac{\partial \delta \zeta}{\partial n} \left\{ \sin \theta \cos \theta \left(2 \frac{\partial^2 \zeta}{\partial X \partial Y} + \frac{\partial (g_{13} + g_{31})}{\partial Y} + \frac{\partial (g_{23} + g_{32})}{\partial X} \right) \right. \\ & - \sin^2 \theta \left(\frac{\partial^2 \zeta}{\partial X^2} + \frac{\partial (g_{13} + g_{31})}{\partial X} \right) - \cos^2 \theta \left(\frac{\partial^2 \zeta}{\partial Y^2} + \frac{\partial (g_{23} + g_{32})}{\partial Y} \right) \left. \right\} dL \\ & - \oint_{\mathcal{C}} \delta \zeta \frac{\partial}{\partial l} \left\{ \sin \theta \cos \theta \left(\frac{\partial^2 \zeta}{\partial Y^2} - \frac{\partial^2 \zeta}{\partial X^2} - \frac{\partial (g_{13} + g_{31})}{\partial X} + \frac{\partial (g_{23} + g_{32})}{\partial Y} \right) \right. \\ & + (\cos^2 \theta - \sin^2 \theta) \frac{\partial^2 \zeta}{\partial X \partial Y} + \cos^2 \theta \frac{\partial (g_{13} + g_{31})}{\partial Y} - \sin^2 \theta \frac{\partial (g_{23} + g_{32})}{\partial X} \left. \right\} dL. \end{aligned} \quad (2.45)$$

Finalement, on obtient pour la variation de l'énergie de courbure :

$$\delta \mathcal{E}_{bending} = \frac{EH^3}{18} \left(2\mathcal{C}_1 - 2\mathcal{C}_2 - \mathcal{C}_3 + 2 \iint_{\mathcal{D}} (\Delta^2 \zeta - \Delta C_M) \delta \zeta dS \right). \quad (2.46)$$

La variation d'énergie $\delta \mathcal{E}_{stretch}$, quant à elle, peut s'exprimer en termes du second tenseur de contrainte de Piola-Kirchhoff :

$$\delta \mathcal{E}_{stretch} = H \iint_{\mathcal{D}} \sigma_{\alpha\beta}^{(0)} \delta L_{\alpha\beta} dS. \quad (2.47)$$

En effet, en vertu de (1.25), la variation de la densité d'énergie d'un corps élastique peut s'écrire :

$$\delta \mathcal{W} = \text{Tr} [\mathbf{S} \delta \mathbf{F}] \quad (2.48)$$

$$= \text{Tr} [\boldsymbol{\sigma} \mathbf{F}^T \delta \mathbf{F}] \quad (2.49)$$

$$= \frac{1}{2} \text{Tr} [\boldsymbol{\sigma} \mathbf{G}^T (\delta \mathbf{L}) \mathbf{G}] \quad (2.50)$$

$$= \frac{1}{2} \text{Tr} [(\mathbf{G} \boldsymbol{\sigma} \mathbf{G}^T) \delta \mathbf{L}]. \quad (2.51)$$

En appliquant cette dernière formule en $Z = 0$, associé à l'hypothèse de membrane, on obtient la relation (2.47) pour l'énergie de traction. Cette relation est valable jusqu'à l'ordre 3 en ϵ_2 . D'autre part, comme on l'a mentionné précédemment, la relation constitutive (2.25) est valable pour les différents tenseurs de contrainte, i.e $\sigma_{\alpha\beta}^{(0)} = T_{\alpha\beta}^{(0)}$. Par homogénéité des notations avec la formulation standard des équations de Föppl-von Kármán, on utilisera dans la suite le tenseur σ . En utilisant la symétrie du tenseur de contrainte ainsi que la relation (2.24), on peut réécrire (2.47) :

$$\delta \mathcal{E}_{stretch} = H \iint_{\mathcal{D}} \sigma_{\alpha\beta}^{(0)} \left(\frac{\partial \delta U_{\alpha}^{(0)}}{\partial X_{\beta}} + \frac{\partial \delta \zeta}{\partial X_{\beta}} \frac{\partial \zeta}{\partial X_{\alpha}} \right) dS, \quad (2.52)$$

que l'on intègre par partie pour obtenir :

$$\delta \mathcal{E}_{stretch} = -H \iint_{\mathcal{D}} dS \frac{\partial \sigma_{\alpha\beta}^{(0)}}{\partial X_{\beta}} \delta U_{\alpha}^{(0)} + \frac{\partial}{\partial X_{\beta}} \left(\sigma_{\alpha\beta}^{(0)} \frac{\partial \zeta}{\partial X_{\alpha}} \right) \delta \zeta. \quad (2.53)$$

S'il existe une traction \vec{t} s'exerçant transversalement à la surface de la plaque, i.e $\vec{t} = t \vec{E}_Z$, le travail effectué par cette force lors d'un déplacement infinitésimal $\vec{\delta x}$ s'écrit :

$$\iint_{\mathcal{D}} t \delta \zeta dS. \quad (2.54)$$

2.2.2.3 Formulation différentielle de l'équilibre élastique

Le principe de stationnarité de l'énergie potentielle implique alors le système d'équations suivant :

$$\frac{EH^3}{9} (\Delta^2 \zeta - \Delta \phi) - H \frac{\partial}{\partial X_{\beta}} \left(\sigma_{\alpha\beta}^{(0)} \frac{\partial \zeta}{\partial X_{\alpha}} \right) = t, \quad (2.55)$$

$$\frac{\partial \sigma_{\alpha\beta}^{(0)}}{\partial X_{\beta}} = 0. \quad (2.56)$$

Ce système d'équations doit être complété par l'équation constitutive (2.24)-(2.25) et par des conditions aux limites. Si le contour de la plaque est libre, c'est-à-dire qu'il n'est soumis à aucune force ni couple de forces, alors les conditions aux limites sont :

$$\begin{aligned} & -\frac{\partial(\Delta \zeta - \phi)}{\partial n} + \frac{1}{2} \frac{\partial}{\partial l} \left\{ \sin \theta \cos \theta \left(\frac{\partial^2 \zeta}{\partial Y^2} - \frac{\partial^2 \zeta}{\partial X^2} - \frac{\partial(g_{13} + g_{31})}{\partial X} + \frac{\partial(g_{23} + g_{32})}{\partial Y} \right) \right. \\ & \left. + (\cos^2 \theta - \sin^2 \theta) \frac{\partial^2 \zeta}{\partial X \partial Y} + \cos^2 \theta \frac{\partial(g_{13} + g_{31})}{\partial Y} - \sin^2 \theta \frac{\partial(g_{23} + g_{32})}{\partial X} \right\} = 0, \end{aligned} \quad (2.57)$$

$$\begin{aligned} & (\Delta \zeta - \phi) + \frac{1}{2} \left\{ \sin \theta \cos \theta \left(2 \frac{\partial^2 \zeta}{\partial X \partial Y} + \frac{\partial(g_{13} + g_{31})}{\partial Y} + \frac{\partial(g_{23} + g_{32})}{\partial X} \right) \right. \\ & \left. - \sin^2 \theta \left(\frac{\partial^2 \zeta}{\partial X^2} + \frac{\partial(g_{13} + g_{31})}{\partial X} \right) - \cos^2 \theta \left(\frac{\partial^2 \zeta}{\partial Y^2} + \frac{\partial(g_{23} + g_{32})}{\partial Y} \right) \right\} = 0. \end{aligned} \quad (2.58)$$

2.2.3 Reformulation avec la fonction d'Airy

Il est possible de reformuler ce système d'équations en utilisant un potentiel élastique, la fonction d'Airy, notée χ et définit par :

$$\sigma_{XX}^{(0)} = \frac{\partial^2 \chi}{\partial Y^2}, \quad \sigma_{XY}^{(0)} = \frac{\partial^2 \chi}{\partial X \partial Y}, \quad \sigma_{YY}^{(0)} = \frac{\partial^2 \chi}{\partial X^2}. \quad (2.59)$$

En utilisant la fonction d'Airy, les deux équations d'équilibre (2.56) sont automatiquement vérifiées et afin d'obtenir l'équation supplémentaire permettant de déterminer simultanément

les fonctions χ et ζ , remarquons que l'équation constitutive (2.25) nous donne les trois relations suivantes :

$$\frac{\partial U^{(0)}}{\partial X} - g_{11} + \frac{1}{2} \left(\left(\frac{\partial \zeta}{\partial X} \right)^2 - g_{31}^2 \right) = \frac{1}{E} \left(\frac{\partial^2 \chi}{\partial Y^2} - \frac{1}{2} \frac{\partial^2 \chi}{\partial X^2} \right), \quad (2.60)$$

$$\frac{\partial V^{(0)}}{\partial Y} - g_{22} + \frac{1}{2} \left(\left(\frac{\partial \zeta}{\partial Y} \right)^2 - g_{32}^2 \right) = \frac{1}{E} \left(\frac{\partial^2 \chi}{\partial X^2} - \frac{1}{2} \frac{\partial^2 \chi}{\partial Y^2} \right), \quad (2.61)$$

$$\frac{\partial U^{(0)}}{\partial Y} + \frac{\partial V_0^{(0)}}{\partial X} + \frac{\partial \zeta}{\partial X} \frac{\partial \zeta}{\partial Y} - g_{12} - g_{21} - g_{31}g_{32} = -\frac{3}{E} \frac{\partial^2 \chi}{\partial X \partial Y}. \quad (2.62)$$

On multiplie les deux premières équations respectivement par $\partial^2/\partial Y^2$ et $\partial^2/\partial X^2$ puis on retranche la troisième équation à laquelle on a appliqué l'opérateur $\partial^2/\partial X \partial Y$. Finalement on obtient :

$$\Delta^2 \chi + E \left([\zeta, \zeta] + \underbrace{\frac{\partial^2}{\partial X \partial Y} (g_{12} + g_{21} + g_{31}g_{32}) - \frac{\partial^2}{\partial Y^2} \left(g_{11} + \frac{1}{2} g_{31}^2 \right) - \frac{\partial^2}{\partial X^2} \left(g_{22} + \frac{1}{2} g_{32}^2 \right)}_{-\psi} \right) = 0.$$

Le système d'équations (2.55)-(2.56) prend alors la forme :

$$D\Delta (\Delta \zeta - \phi) - 2H[\chi, \zeta] = t, \quad (2.63)$$

$$\Delta^2 \chi + E([\zeta, \zeta] - \psi) = 0. \quad (2.64)$$

Ici également il est possible de relier la courbure de Gauss induite ψ à la courbure de Gauss d'une surface « cible » dont la métrique (i.e la première forme fondamentale) serait donnée par (Gray 1993) :

$$dx^2 = G_{k\beta} G_{k\gamma} dX_\beta dX_\gamma. \quad (2.65)$$

En écrivant la première forme fondamentale dans sa forme canonique $ds^2 = Edu^2 + 2Fdudv + Gdv^2$ ⁶, on définit les coefficients E , F et G par les relations suivantes :

$$E = 1 + 2g_{11} + g_{31}^2 + o[\epsilon_2^3], \quad (2.66)$$

$$F = g_{12} + g_{21} + g_{31}g_{32} + o[\epsilon_2^3], \quad (2.67)$$

$$G = 1 + 2g_{22} + g_{32}^2 + o[\epsilon_2^3]. \quad (2.68)$$

En utilisant la formule de Brioschi qui relie les coefficients de la première forme fondamentale avec la courbure de Gauss K , on obtient la courbure de Gauss de la surface cible qui

6. Pour une surface paramétrée par les variables u et v .

se révèle être égale à ψ (toujours à l'ordre 3 en ϵ_2). Pour une paramétrisation orthogonale (u, v) , la formule de Brioschi est relativement simple et s'écrit :

$$K = -\frac{1}{2\sqrt{EG}} \left\{ \frac{\partial}{\partial u} \left(\frac{1}{\sqrt{EG}} \frac{\partial G}{\partial u} \right) + \frac{\partial}{\partial v} \left(\frac{1}{\sqrt{EG}} \frac{\partial E}{\partial v} \right) \right\}. \quad (2.69)$$

2.2.4 Interprétation

Les systèmes d'équations (2.55)-(2.56) ou (2.63)-(2.64) sont des généralisations des équations de Föppl-von Kármán pour les plaques minces et coïncident avec ces dernières en l'absence de croissance, i.e $\mathbf{G} = \mathbf{I}$. Tout d'abord, considérons le cas où \mathbf{G} est un gradient de déformation, i.e il existe une déformation $\vec{\kappa}$ telle que $\mathbf{G} = \vec{\nabla} \otimes \vec{\kappa}$. Si $\vec{\kappa}$ est compatible avec les conditions aux limites, alors $\vec{\kappa}$ est une solution des équations d'équilibre. De plus, l'énergie élastique associée à cette déformation est nulle et $\vec{\kappa}$ est un minimiseur absolu de l'énergie. Dans ce cas, le processus de croissance est compatible, aucune déformation élastique n'est nécessaire et la forme de la surface est entièrement déterminée par la croissance. En effet, bien que la croissance n'entre dans les équations qu'à travers les termes $\phi = \Delta \kappa_Z$ et $\psi = [\kappa_Z, \kappa_Z]$, ceux-ci suffisent à déterminer de manière unique une surface⁷ et la solution $\vec{u} = \vec{\kappa}$ et $\chi = 0$ est la solution du problème. Bien entendu cette situation est atypique et l'état défini par \mathbf{G} est généralement virtuel et ne peut être atteint par une déformation.

La résolution de ces équations est assez difficile. Néanmoins, il est possible de les simplifier dans le cas des larges déplacements ($\zeta \gg H$). Dans cette gamme de déplacement, on peut négliger la contribution de l'énergie de courbure, c'est-à-dire le terme $D(\Delta^2 \zeta - \phi)$, et une solution d'énergie de traction nulle ($\chi = 0$) est donnée par la résolution de l'équation :

$$[\zeta, \zeta] = \psi. \quad (2.70)$$

En l'absence de croissance ($\psi = 0$), résoudre cette équation revient à déterminer les surfaces de courbure de Gauss nulle appelées également des surfaces *développables*. La solution à ce problème est donnée par le *theorem egregium* de Gauss qui stipule que les surfaces développables sont isométriques à une portion de plan. En général, il n'existe néanmoins pas d'isométrie régulière du plan respectant les conditions aux limites (Pomeau 1995, Ben Amar et Pomeau 1997). Une alternative élégante consiste à lever la condition de régularité pour construire des solutions de cette équation à l'aide d'une collection de surfaces développables (cylindres, plans, d-cônes) reliées entre elles par des singularités appelées plis ou bords cuspidaux (Hilbert et Cohn-Vossen 1952). Néanmoins, l'étude des surfaces développables s'appuyant sur un contour donné et contenant éventuellement des singularités reste relativement limitée, malgré la similarité de ce problème avec celui posé par Plateau (Douglas 1931). Si maintenant la fonction ψ n'est pas nulle, l'équation (2.70) est appelée équation de Monge-Ampère (inhomogène). Une fois celle-ci résolue, les éventuels paramètres apparaissant dans la solution sont sélectionnés en minimisant l'énergie de courbure. On illustrera cette procédure dans la suite.

7. A des rotations et translations près, sans importance du point de vue de l'élasticité.

Pour des déflexions modérées ($\zeta \sim H$), les contributions de l'énergie de courbure et de traction sont du même ordre, i.e $\mathcal{E}_{stretch} \sim \mathcal{E}_{bending} \sim EH^5/L^2$ et la solution d'énergie nulle doit posséder les courbures ϕ et ψ . A titre d'exemple, une surface avec $\phi = 0$ et $\psi > 0$ n'existe pas. En fait, même dans le cas de larges déformations qui donnent naissance à des plis, les termes de flexion peuvent devenir localement importants. Plus précisément les solutions non régulières, évoquées ci-dessus, possèdent une énergie de flexion qui diverge sur les courbes ou les points qui séparent les portions développables de la surface. Cela suggère que les surfaces singulières sont une approximation correcte loin de la singularité. On parle alors de *solution externe*. Au voisinage de la courbe (ou du point dans le cas des d-cônes) singulière, il existe une zone appelée couche limite dans laquelle les effets de flexion et de traction sont du même ordre. En utilisant les équations complètes de Föppl-von Kármán on peut (théoriquement) dériver une solution interne régulière que l'on raccorde par la suite à la solution externe (Lobkovsky 1996). Cette méthode de résolution, bien qu'élégante, est malheureusement difficile à mettre en pratique dans le cas des plaques élastiques.

S'il peut sembler quelque peu curieux de ne pas négliger la contribution énergétique due à la flexion, il convient de souligner que, lorsque des forces transverses sont appliquées à la plaque, celle-ci répond essentiellement par de la flexion. Une traction naît dans la plaque en conséquence de la flexion, du moins pour de petites déformations. Négliger le terme de flexion est une approximation raisonnable lorsque l'on cherche à décrire des déformations dominées par la traction. Les objets minces pour lesquels cette hypothèse est formulée sont appelés membranes. Dans ce cas, des théories plus générales ne se restreignant pas aux ordres de grandeur considérés ici, peuvent être développées (Pipkin 1968, Haughton 1986, Pipkin 1986, Haughton 1990, Steigmann 1992, Pipkin 1994, Haughton 2001).

Dans un dernier temps, on peut également mettre en parallèle notre théorie avec d'autres approches. Pour cela rappelons que nous avons défini le tenseur de Cauchy-Green élastique par la formule $\mathbf{L} = \frac{1}{2} (\mathbf{A}\mathbf{A}^T - \mathbf{I})$. Nous avons montré que, sur la surface médiane de la plaque (en $Z = 0$), les composantes dans le plan de la surface de ce tenseur pouvaient être également représentées par la relation simple :

$$\mathbf{L} = \frac{1}{2} (\mathbf{F}\mathbf{F}^T - \mathbf{G}\mathbf{G}^T) \quad (2.71)$$

Restreint à une surface, le tenseur $\mathbf{G}\mathbf{G}^T$ a été interprété comme une *métrique cible* par Marder et Papanicolaou (2006), Marder *et al.* (2007), Klein *et al.* (2007), Efrati *et al.* (2009) et a été utilisé comme point de départ pour développer des théories décrivant la croissance des plaques minces. Notre formalisme permet de retrouver ce concept de métrique cible, dans la limite où les déformations ne sont pas trop grandes. Néanmoins, ce concept souffre de plusieurs limitations. Tout d'abord, une décomposition additive comme (2.71) a déjà été proposée comme point de départ dans la théorie élasto-plastique et il s'avère qu'elle conduit à des incohérences (Naghdi 1990). D'autre part, ce formalisme, purement bidimensionnel, ne prend pas en compte la courbure moyenne induite ϕ et ne permet pas de dériver les conditions aux limites correctes.

Dans le contexte des plantes, il est possible d'approfondir l'interprétation du système d'équations que nous venons de dériver. Nous avons souligné dans le premier chapitre la nature particulièrement géométrique des cellules végétales. A cette spécificité géométrique

s'ajoute une anisotropie mécanique. Cette anisotropie provient de l'organisation microstructurale des cellules végétales. Le cortex de microtubules possède en effet une orientation préférentielle qui coïncide avec l'orientation des fibres de cellulose qui forment la paroi des cellules (la matrice extracellulaire végétale). Or ces fibres sont particulièrement résistantes à l'étirement axial mais relativement faciles à écarter dans la direction transverse. Par conséquent, une cellule végétale se comporte essentiellement comme un matériau composite anisotrope renforcé par des fibres. Lors de la croissance des cellules végétales, celles-ci commencent tout d'abord par gonfler grâce à leur vacuole centrale. Leurs propriétés mécaniques anisotropes impliquent que cette augmentation de volume est également anisotrope et s'effectue dans la direction transverse aux fibres de cellulose (et donc transversalement aux microtubules), comme illustré sur la figure 2.7.

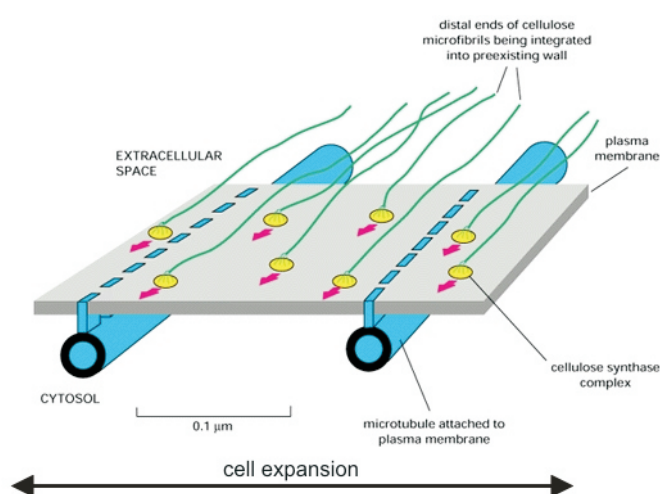


FIGURE 2.7 – Croissance anisotrope d'une cellule végétale. La figure est tirée de [Alberts et al. \(1994\)](#).

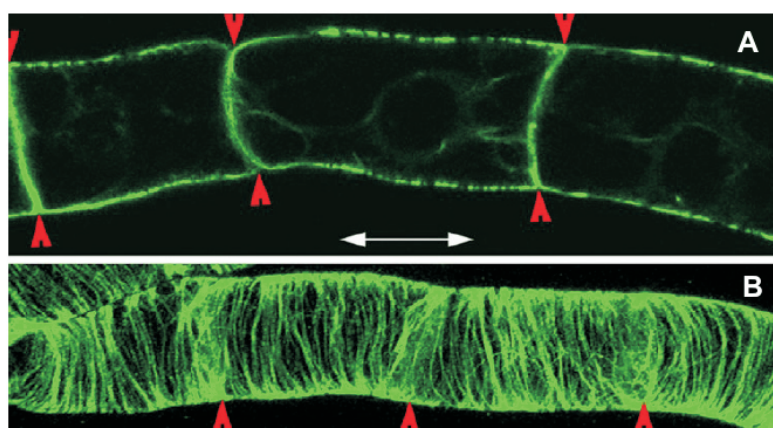


FIGURE 2.8 – Plans de division cellulaire (A) et alignement des microtubules (B) marqués par fluorescence verte. La figure est tirée de [Dhonukshe et al. \(2005\)](#).

Dans le cas des feuilles ou les pétales, l'expansion cellulaire prend essentiellement place dans le plan de l'objet mince. Au-delà d'une certaine variation de volume, la cellule ajoute éventuellement une paroi cellulaire, perpendiculairement au plan de l'objet. Dans la suite de cette discussion on entend par division cellulaire l'évènement constitué de l'expansion de la cellule suivie par l'ajout d'une nouvelle paroi, peu important du point de vue

de l'élasticité dans le cadre de ce modèle. On peut voir dans les figures 2.8-A et 2.8-B res-

pectivement les plans de divisions cellulaires et l'alignement des microtubules, marqués par fluorescence verte. Ces divisions sont appelées anticlinales et, puisqu'elles sont confinées dans le plan végétal, elles sont représentées dans notre formalisme par les quatre composantes $g_{\alpha\beta}$ dans le plan du tenseur de croissance.

Toutes les divisions cellulaires ne sont toutefois pas restreintes au plan de la feuille et certaines cellules possèdent en fait une microstructure qui n'est pas alignée avec le plan végétal. Cela conduit à des divisions cellulaires inclinées (obliques) ou parallèles (périclinales) au plan végétal. Ces deux mécanismes permettant d'augmenter la masse du système peuvent être décrites par les composantes hors du plan (g_{3i} et g_{i3}) du tenseur de croissance.

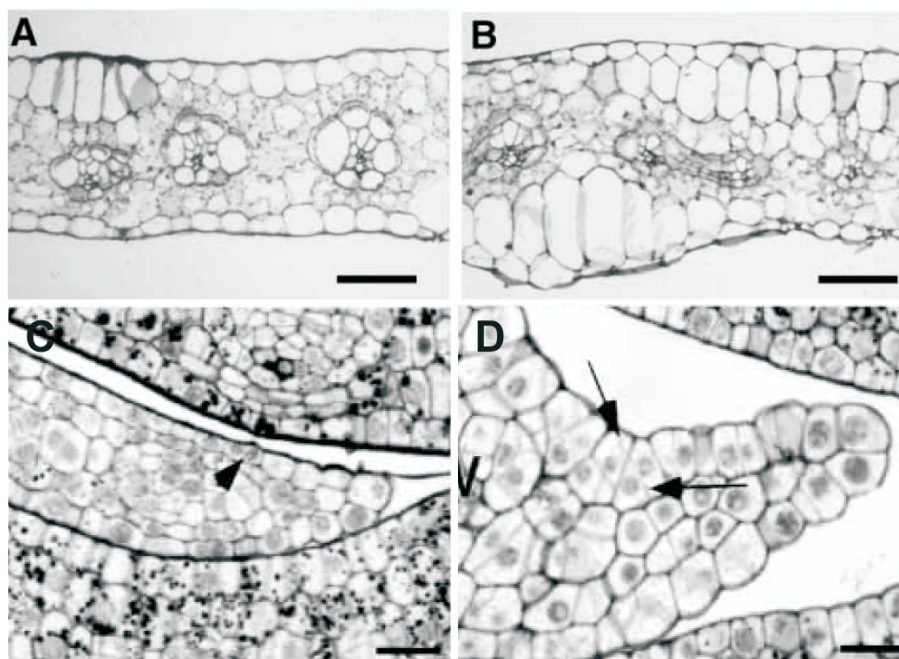


FIGURE 2.9 – A : coupe d'une feuille de maïs sauvage mature et, C : en développement. B et D : feuilles au même stade de développement mais issues d'un mutant *Xcl1* qui favorise les divisions périclinales et obliques au détriment des divisions anticlinales habituelles. La figure est tirée de [Kessler et al. \(2002\)](#).

Les divisions obliques, décrites par les composantes $g_{3\alpha}$ et $g_{\alpha 3}$, sont à l'origine de la courbure moyenne préférentielle et on observe en effet sur la figure 2.9-D qu'elles conduisent à la formation d'une primordia courbée. Les divisions périclinales quant à elles, sont décrites par la dernière composante g_{33} du tenseur de croissance et conduisent à un épaississement local de la feuille, comme illustré sur la figure 2.9-B. Ce dernier effet est toutefois supposé petit dans notre modèle. Dans le cas particulier des objets minces végétaux, on peut donc établir une traduction géométrique simple des différents types de divisions cellulaires (et donc des propriétés mécaniques locales) :

- Les divisions anticlinales induisent une courbure de Gauss préférentielle.
- Les divisions obliques induisent une courbure moyenne préférentielle.
- Les divisions périclinales induisent une épaisseur préférentielle.

2.3 Quelques applications

On présente maintenant quelques applications simples illustrant la théorie que nous avons développée. L'objectif de cette section n'est pas de rendre compte de la complexité des processus de croissance mais plutôt de montrer que le formalisme que nous avons développé permet de comprendre dans une certaine mesure l'émergence de diverses structures très génériques formées lors de la croissance d'objets minces. Nous avons mentionné dans le premier chapitre que notamment l'hétérogénéité et l'anisotropie du champ de croissance pouvaient engendrer des contraintes résiduelles. Regardons maintenant un exemple de chacun de ces processus.

2.3.1 Croissance hétérogène : morphogènes et papier trempé

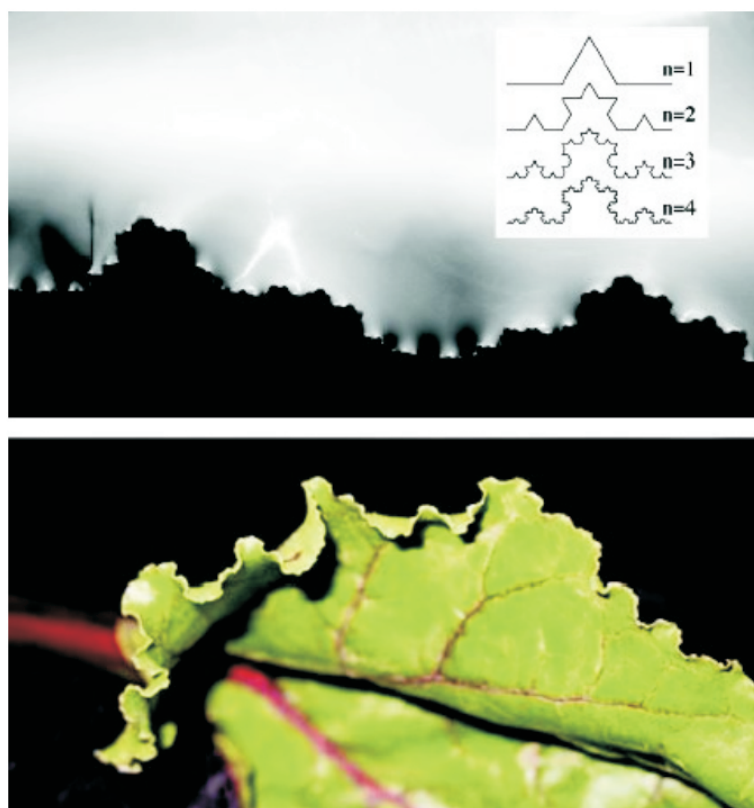


FIGURE 2.10 – Structures auto-similaires à la frontière (a) d'un sac plastique déchiré, (b) d'une feuille de betterave. Figure tirée de Audoly (2004).

hétérogènes sont observés par exemple lors du séchage du papier. Néanmoins, le cas du papier est assez compliqué et requiert de prendre en compte l'orientation des fibres, le transport du liquide dans l'épaisseur de la plaque ainsi que la réponse plastique du système (Lipponen *et al.* 2008) et par conséquent n'entre pas dans le cadre de notre théorie. Plus simplement, on étudie ici le cas simple mais illustratif d'une plaque rectangulaire soumise à un processus de croissance isotrope dont l'intensité dépend uniquement de la distance au bord. Une situation similaire a été examinée par Sharon *et al.* (2002), Audoly et Boudaoud (2003). Dans

De nombreux processus peuvent être à l'origine des hétérogénéités de la croissance. Dans la nature par exemple, la croissance requiert des nutriments qui sont apportés aux systèmes depuis des sources et distribués à l'ensemble des cellules par des mécanismes de diffusions ou d'autres processus de transport, plus élaborés. Dans ce cas, le taux de croissance est une fonction de la distance à la source. De même, les morphogènes diffusent depuis une source et sont dégradés par les cellules. L'évolution de leur distribution spatiale est bien décrite par de simples équations de réaction-diffusion et ils établissent des gradients de concentration qui décroissent exponentiellement depuis une source (He *et al.* 2005). Dans des systèmes artificiels, des processus de croissance

ces études, les auteurs ont comparé la déformation plastique induite par le déchirement d'un sac plastique à une croissance isotrope hétérogène, diminuant avec la distance au bord déchiré. Motivé par les observations sur les gradients de morphogènes, on choisit ici une distribution de croissance décroissant exponentiellement depuis un bord situé en $Y = 0$. Les seules composantes non nulles du tenseur de croissance sont :

$$g_{11} = g_{22} = g_0 e^{-Y/l}, \quad (2.72)$$

où g_0 est le taux de croissance cumulé au bord de la plaque et l est une longueur caractéristique dépendant par exemple du coefficient de diffusion du morphogène et de sa vitesse de dégradation par les cellules. On peut alors calculer la courbure de Gauss induite ψ :

$$\psi = -\frac{g_0}{l^2} e^{-Y/l}. \quad (2.73)$$

On se place dans la limite des grandes déformations, et on s'intéresse à l'équation de Monge-Ampère (2.70). La géométrie suggère d'examiner les solutions admettant une séparation des variables : $\zeta(X, Y) = f(X) e^{-Y/(2l)}$. L'équation (2.70) se réduit alors à :

$$f \frac{\partial^2 f}{\partial X^2} - \left(\frac{\partial f}{\partial X} \right)^2 + 4g_0 = 0. \quad (2.74)$$

Cette équation est facilement intégrée et on trouve trois solutions possibles :

$$g_0 > 0, \quad f_1(X) = \frac{\sqrt{4g_0}}{\beta} \sinh(\beta X - \omega), \quad (2.75)$$

$$g_0 > 0, \quad f_2(X) = \frac{\sqrt{4g_0}}{\beta} \sin(\beta X - \omega), \quad (2.76)$$

$$g_0 < 0, \quad f_3(X) = \frac{\sqrt{-4g_0}}{\beta} \cosh(\beta X - \omega), \quad (2.77)$$

où β et ω sont des constantes d'intégration qui représentent respectivement la longueur d'onde et la phase de la déviation ζ . La phase est fixée par l'origine des coordonnées, elle est donc sans importance pour l'élasticité et on fixe $\omega = 0$. Tournons-nous maintenant vers l'énergie de courbure associée à ces solutions. Celle-ci est donnée par l'intégrale sur la plaque de la courbure moyenne au carré $(\Delta\zeta)^2$. Il s'avère que, pour $g_0 > 0$, la courbure moyenne locale de la solution associée à la fonction f_2 est proportionnelle à $(1 - 4\beta^2 l^2)$. En fixant $\beta = 1/(2l)$, on obtient donc une solution de courbure moyenne nulle :

$$g_0 > 0, \quad \zeta^+(X, Y) = 4l \sqrt{g_0} \sin\left(\frac{X}{2l}\right) e^{-Y/(2l)}. \quad (2.78)$$

Par conséquent, la fonction (2.78) est une solution du système complet des équations (2.55)-(2.56) et, en outre, est un minimiseur absolu de l'énergie. Dans ce cas, la croissance, bien qu'hétérogène, n'induit pas de contrainte résiduelle. La seconde solution, associée à la fonction

f_1 , possède en revanche une énergie élastique de flexion non nulle et par conséquent n'est pas observée. Si maintenant g_0 est négatif, une procédure similaire conduit à :

$$g_0 < 0, \quad \zeta^-(X, Y) = 4l\sqrt{-g_0} \cosh\left(\frac{X}{2l}\right) e^{-Y/(2l)}. \quad (2.79)$$

Dans ce dernier cas, la déflexion ζ^- , ainsi que l'énergie de courbure divergent dans la limite $l \rightarrow 0$. Cela suggère qu'un traitement plus fin, prenant en compte les termes de flexion, doit être appliqué au bord de la plaque. Contrairement aux travaux de [Audoly et Boudaoud \(2003\)](#), une seule longueur d'onde est observée dans ce problème. Cela est dû au choix d'une décroissance exponentielle pour la croissance. Une loi différente rendrait caduque la méthode de séparation des variables employée ici et on peut alors s'attendre à l'émergence de structures plus complexes ([Audoly et Pomeau 2010](#)).

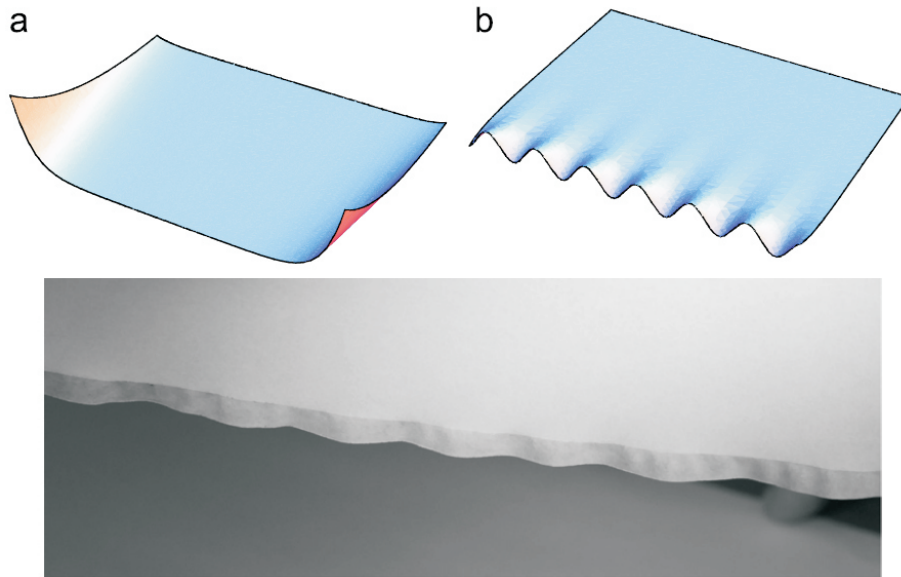


FIGURE 2.11 – Haut : (a) La solution (2.78) pour $g_0 > 0$. (b) La solution (2.79) pour $g_0 < 0$. Bas : bord d'une feuille de papier trempé dans l'eau.

2.3.2 Croissance anisotrope : une algue verte modèle

On peut revenir un instant sur la croissance des pétales du mufler, évoquée dans l'introduction de ce chapitre. On avait évoqué que deux possibilités étaient envisageables pour expliquer l'asymétrie observée dans les pétales dorsaux : une croissance différentielle ou anisotrope. Une croissance isotrope inhomogène, i.e. telle que $g_{11} = g_{22} = g(X, Y)$, engendrerait une courbure de Gauss non nulle. Par conséquent, le pétale ne pourrait être aplati sur un plan sans le couper ni le froisser⁸. A contrario, une croissance homogène anisotrope, i.e. telle que $g_{11} \neq g_{22}$, n'engendre pas de courbure de Gauss et par conséquent génère un pétale plat et

8. Par « froisser » nous entendons « créer des plis ».

asymétrique. Comme mentionné par Coen *et al.* (2004) et illustré dans la figure 2.1, les pétales peuvent effectivement être déformés en un plan et notre modèle suggère que la forme résulte d'un processus de croissance anisotrope, plutôt qu'hétérogène, en accord avec leurs observations expérimentales. En fait assez peu d'études se sont penchées sur le rôle de l'anisotropie comme source de déformation spontanée et on va s'intéresser maintenant à un processus de ce type. On considère un objet mince circulaire de rayon initial R_i et d'épaisseur H soumis à un processus de croissance homogène anisotrope. On suppose que l'objet, y compris ses bords, est libre de toute contrainte. La symétrie du problème suggère l'emploi de coordonnées cylindriques, que l'on notera (R, Θ, Z) . On néglige l'épaississement du disque et on choisit donc un tenseur de croissance qui s'écrit dans ces coordonnées :

$$\mathbf{G} = \begin{pmatrix} 1 + g_{11} & 0 & 0 \\ 0 & 1 + g_{22} & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{pmatrix}. \quad (2.80)$$

Si les composantes g_{11} et g_{22} , respectivement radiale et circonférentielle, sont égales, alors le processus de croissance est homogène, isotrope et le disque reste plat. En revanche, lorsque $k = g_{22} - g_{11} \neq 0$, des contraintes résiduelles apparaissent.

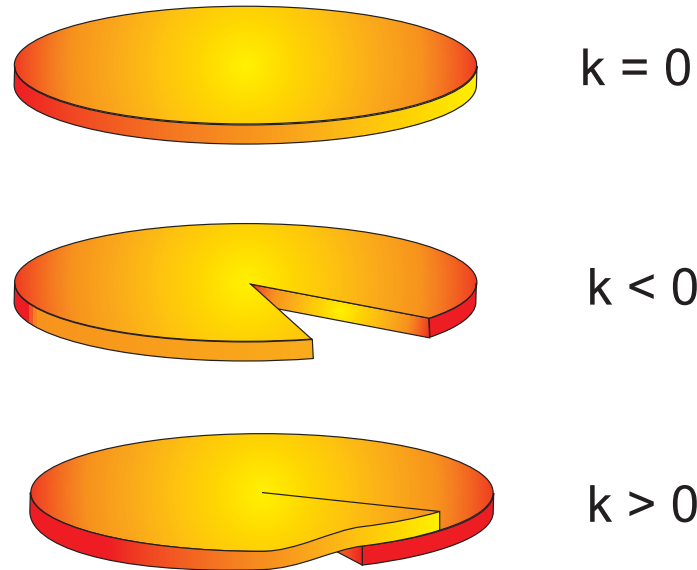


FIGURE 2.12 – Représentation des états virtuels définis par le tenseur de croissance (2.80). Pour $k = 0$, la croissance est compatible. Pour $k \neq 0$, le tenseur \mathbf{G} induit la formation d'un trou ($k < 0$) ou d'un recouvrement ($k > 0$).

Le premier cas à considérer correspond à $k \ll H^2/R_i^2$ qui va induire un déplacement ζ bien inférieur à H et donc en dehors du cadre de cette théorie. Quand maintenant k est d'ordre H^2/R_i^2 , cela conduit à $\zeta \sim H$ et les différentes contributions énergétiques sont du même ordre. On effectue maintenant une analyse de stabilité linéaire pour déterminer le seuil correspond à la perte de la symétrie initiale.

2.3.2.1 Déformations modérées

On cherche dans un premier temps une solution possédant la symétrie du système initial, c'est-à-dire une solution telle que $U_\Theta = \zeta = 0$ et $U_R = U_R(R)$. Dans ces conditions, aucun cisaillement n'est généré et parmi les deux équations scalaires (2.56), la seule qui n'est pas trivialement vérifiée est :

$$\frac{d\sigma_{RR}}{dR} + \frac{\sigma_{RR} - \sigma_{\Theta\Theta}}{R} = 0. \quad (2.81)$$

L'équation constitutive (2.25) permet de réécrire cette dernière équation en termes de la composante radiale du champ de déplacement U_R :

$$\frac{d^2 U_R}{dR^2} + \frac{1}{R} \frac{dU_R}{dR} - \frac{U_R}{R^2} + \frac{1}{2R} \underbrace{(g_{22} - g_{11})}_k = 0, \quad (2.82)$$

En imposant la condition $\sigma_{RR}(R_i) = 0$, on trouve pour u_R la solution suivante :

$$U_R(R) = \frac{R}{2} \left(g_{11} + g_{22} - k \log \frac{R}{R_i} \right). \quad (2.83)$$

ainsi que les expressions suivantes pour les composantes non nulles du tenseur de contraintes :

$$\sigma_{RR} = \frac{-kE}{2} \log \frac{R}{R_i} \quad \text{et} \quad \sigma_{\Theta\Theta} = \frac{-kE}{2} \left(1 + \log \frac{R}{R_i} \right). \quad (2.84)$$

On note que les contraintes divergent en $R = 0$ et cela implique qu'il existe une couche limite au centre du système dans laquelle la solution est plus complexe. On se concentre uniquement sur la solution extérieure dont on regarde maintenant la stabilité. On considère une perturbation de la forme $(U_R^{(1)}(R, \Theta), U_\Theta^{(1)}(R, \Theta), \zeta^{(1)}(R, \Theta))$. La linéarisation des équations d'équilibre découple $\zeta^{(1)}$ des composantes du déplacement dans le plan et on peut fixer ces dernières à zéro. On cherche des solutions circonférentiellement périodiques sous la forme :

$$\zeta(R, \Theta) = \zeta(R) \cos(m\Theta). \quad (2.85)$$

où m est le nombre d'onde caractérisant la périodicité angulaire. L'équation (2.55) se réduit alors à une équation différentielle ordinaire linéaire du quatrième ordre pour ζ . On introduit la variable réduite $\rho = R/R_i$ et on obtient :

$$\begin{aligned} & 2\rho^4 \frac{d^4 \zeta}{d\rho^4} + 4\rho^3 \frac{d^3 \zeta}{d\rho^3} + \rho^2 (\alpha \rho^2 \log \rho - 2 - 4m^2) \frac{d^2 \zeta}{d\rho^2} \\ & + \rho (\alpha \rho^2 \log \rho + \alpha \rho^2 + 2 + 4m^2) \frac{d\zeta}{d\rho} - m^2 (\alpha \rho^2 \log \rho + \alpha \rho^2 + 8 - 2m^2) \zeta = 0, \end{aligned} \quad (2.86)$$

où $\alpha = 9kR_i^2/H^2$ est un paramètre de contrôle sans dimension. L'équation accompagné des conditions aux limites (2.57) et (2.58) qui prennent ici la forme suivante (Mora et Boudaoud 2006) :

$$\left. \begin{aligned} m^2 \xi + \rho \frac{d\xi}{d\rho} + 2\rho^2 \frac{d^2 \xi}{d\rho^2} &= 0 \\ -m^2 \xi + \rho (2 + m^2) \frac{d\xi}{d\rho} - 2\rho^2 \frac{d^2 \xi}{d\rho^2} - 2\rho^3 \frac{d^3 \xi}{d\rho^3} &= 0 \end{aligned} \right\} \quad \text{en } \rho = 1. \quad (2.87)$$

D'autre part, afin de ne pas introduire de singularité dans le champ de déplacement, on impose :

$$\left. \begin{aligned} \xi &= 0 \\ \frac{d\xi}{d\rho} &= 0 \end{aligned} \right\} \quad \text{en } \rho = 0. \quad (2.88)$$

L'équation (2.86), soumise aux conditions aux limites (2.87) et (2.88) forme un problème aux valeurs propres que l'on résout numériquement. Lorsque la croissance est essentiellement ciconférentielle ($k > 0$), le premier mode instable est obtenu pour $\alpha \sim 13.96$ et possède un nombre $m = 2$, c'est-à-dire une structure en forme de selle de cheval. A l'inverse, le premier mode instable en croissance radiale ($k < 0$) est la solution axisymétrique $m = 0$, obtenu lorsque α atteint -24.38 . Pour des disques minces de rapport d'aspect $H/L \sim 10^{-2}$, cela correspond à une différence entre les taux de croissance radial et orthoradial de moins de 0.1%. Ce modèle simple explique bien l'évolution morphologique du verticille reproducteur d'une algue verte modèle, l'*Acetabularia acetabulum* que nous avons déjà évoqué dans le premier chapitre. Des expériences menées par Serikawa et Mandoli (1998) ont montré que les taux de croissance radial et circonférentiel étaient différents. La croissance radiale domine durant la première phase du développement et on observe une forme évasée, symétrique. Ultérieurement, on observe une courte étape du développement durant laquelle le verticille est approximativement plan. Dans un dernier temps, la croissance radiale décline et l'algue adopte une configuration en forme de selle de cheval. Une fois cette structure atteinte, plus aucun changement n'est observé. Cette évolution morphologique, ainsi qu'une représentation des deux modes instables, est illustrée dans la figure 2.14.

Il existe également une confirmation supplémentaire du rôle crucial de l'anisotropie dans cette évolution morphologique. Si l'on observe un verticille défectueux, c'est-à-dire un verticille pour lequel deux gamétophores adjacents ne sont pas soudés, on ne doit pas observer les structures évoquées précédemment mais plutôt un disque ouvert (un « pacman ») ou un disque présentant un recouvrement, comme illustré sur la figure 2.12. Les travaux de Nishimura et Mandoli (1992) nous apprennent que c'est exactement le cas (voir figure 2.13). Notons toutefois que, même dans ce cas, les verticilles (ou chapeaux), sont légèrement concave. Cela est dû à une croissance légèrement plus importante au centre du chapeau qu'à la périphérie. Ce processus de croissance hétérogène, que nous avons évoqué en introduction de ce chapitre, peut en effet générer une légère courbure de Gauss positive (Green 1996, Klein et al. 2007).

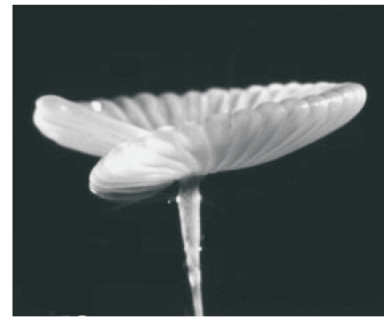


FIGURE 2.13 – Morphologie d'un verticille reproducteur défectueux. La figure est tirée de Nishimura et Mandoli (1992).

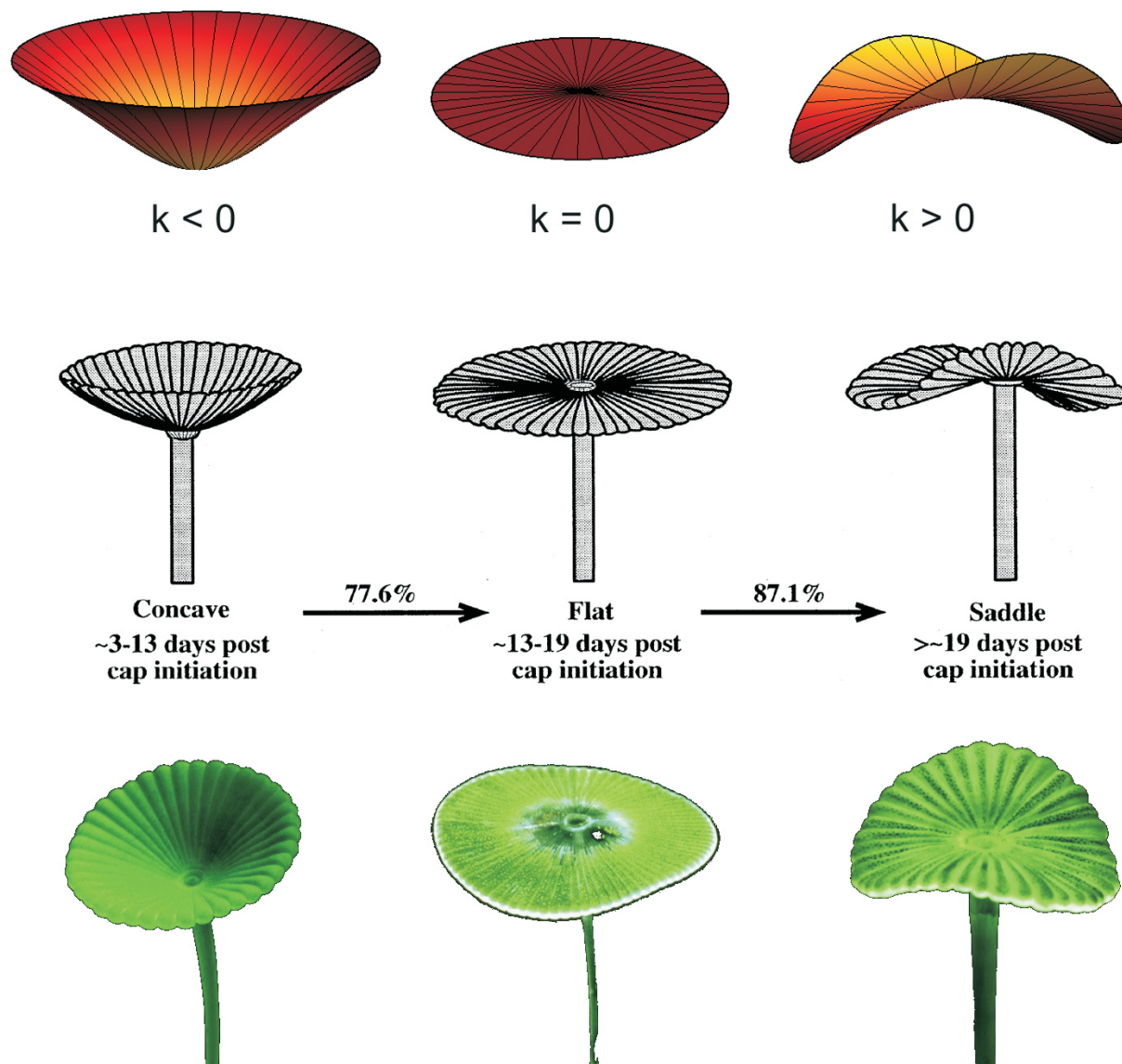


FIGURE 2.14 – Haut : solutions numériques. Pour $k < 0$, le premier mode instable est axisymétrique (gauche). Pour $k = 0$, le système est stable (centre). Pour $k > 0$, le disque devient instable et adopte une forme de selle. Milieu : Schéma de l'évolution morphologique du chapeau de l'algue verte *Acetabularia acetabulum* (verticille reproducteur). Les chiffres indiquent la fraction d'algues qui effectue une transition morphologique. La population initiale d'algues est de 85 plants et le schéma est tiré de [Serikawa et Mandoli \(1998\)](#). Bas : photos de l'*Acetabularia acetabulum* à différents stades de son développement, tirées du très beau livre de [Berger \(2006\)](#).

2.3.2.2 Grandes déformations

Intéressons-nous maintenant aux grandes déformations, caractérisées par $1 \gg k \gg H^2/R_i^2$, ce qui entraîne $\zeta \gg H$. Le tenseur de croissance (2.80) définit un état virtuel représenté dans la figure 2.15, où l'on a noté $\beta = -2(g_{22} - g_{11})\pi = -2k\pi$

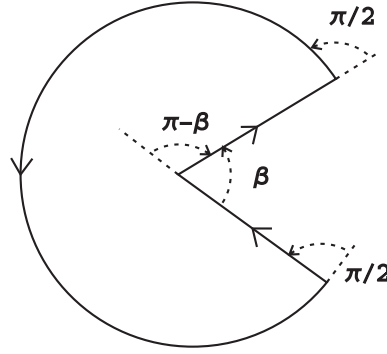


FIGURE 2.15 – Etat virtuel défini par le tenseur de croissance 2.80, présentant une forme de pacman

Le théorème de Gauss-Bonnet, restreint à une surface plane simplement connexe, délimitée par une courbe continue par morceaux, stipule que l'intégrale de la courbure de Gauss augmentée de la somme des angles extérieurs est constante et égale à 2π . Appliqué au « pacman » de la figure 2.15, on obtient :

$$\int \psi dS = \beta. \quad (2.89)$$

Or cette intégrale est indépendante du rayon du secteur angulaire. Par conséquent, la courbure de Gauss induite ψ est proportionnelle à une distribution de Dirac centrée en $\rho = 0$ et on peut écrire :

$$\psi = \frac{\delta(\rho)}{\rho} f(\Theta). \quad (2.90)$$

La solution de l'équation de Monge-Ampère (2.70) avec (2.90) pour second membre admet pour solution des surfaces coniques :

$$\zeta(\rho, \Theta) = \rho g(\Theta), \quad (2.91)$$

dont la courbure de Gauss est :

$$[\zeta, \zeta] = \frac{\delta(\rho)}{2\rho} g(\Theta) \left(g(\Theta) + \frac{d^2 g}{d\Theta^2} \right). \quad (2.92)$$

Comme précédemment, cette solution possède une courbure moyenne divergente en $\rho = 0$ et un traitement plus approprié est nécessaire, prenant en compte la compétition entre les termes de flexion et de traction (Ben Amar et Pomeau 1997, Cerda et Mahadevan 2005). On se concentre ici sur la solution externe. La condition que le potentiel d'Airy s'annule sur toute

la surface, excepté en $\rho = 0$, conduit aux expressions suivantes pour les composantes dans le plan du champ de déplacement :

$$U_\rho = -\frac{\rho}{2}g(\Theta)^2, \quad (2.93)$$

$$U_\Theta = \frac{\rho}{2} \int_0^\Theta (g(\Theta)^2 - g'(\Theta)^2 + 2k) d\Theta. \quad (2.94)$$

La périodicité du déplacement orthoradial implique :

$$U_\Theta(\rho, 0) - U_\Theta(\rho, 2\pi) = \int_0^{2\pi} (g(\Theta)^2 - g'(\Theta)^2 + 2k) d\Theta = 0. \quad (2.95)$$

En fait cette dernière condition est équivalente à la condition :

$$\int_0^\rho \int_0^{2\pi} [\zeta, \zeta] \rho d\rho d\Theta = \beta. \quad (2.96)$$

Représentons maintenant $g(\Theta)$ par son développement de Fourier :

$$g(\Theta) = \sum_{n=0}^{\infty} (a_n e^{in\Theta} + a_n^* e^{-in\Theta}). \quad (2.97)$$

En utilisant ce développement, on peut réécrire la condition de périodicité (2.95)

$$2 \sum_{n=1}^{\infty} [a_n a_n^* (n^2 - 1)] = (a_0 + a_0^*)^2 + 2k. \quad (2.98)$$

Un cône de révolution, autrement dit un cône dont a_0 (et donc a_0^*) est le seul coefficient non nul du développement (2.97), satisfait la condition de périodicité si et seulement si $k < 0$. Un cône de révolution ne peut être solution que si la croissance radiale domine la croissance circonférentielle. Pour $k > 0$ en revanche, il existe une infinité de solutions satisfaisant la condition de périodicité. Les formes observées sont celles qui vont donc minimiser leur énergie de flexion (Ben Amar et Pomeau 1997, Cerda et Mahadevan 1998, Cerda *et al.* 1999). En omettant les préfacteurs, on peut écrire :

$$\mathcal{E}_{bending} \propto \left\{ 2 \sum_{n=1}^{\infty} [a_n a_n^* (n^2 - 1)^2] + (a_0 + a_0^*)^2 \right\}. \quad (2.99)$$

Pour des valeurs de k négatives, il s'ensuit que la solution d'énergie de flexion minimale est un cône de révolution :

$$\zeta^-(\rho) = \rho \sqrt{2|k|}. \quad (2.100)$$

Maintenant, pour $k > 0$, la solution observée est une double oscillation :

$$\zeta^+(\rho, \Theta) = \rho \sqrt{\frac{4k}{3}} \cos(2\theta). \quad (2.101)$$

Pour de larges déformations, cette solution peut aisément être vérifiée à partir d'un disque de papier auquel on a soustrait un secteur angulaire puis que l'on a refermé ou remplacé par un secteur plus large, comme illustré sur la figure 2.16

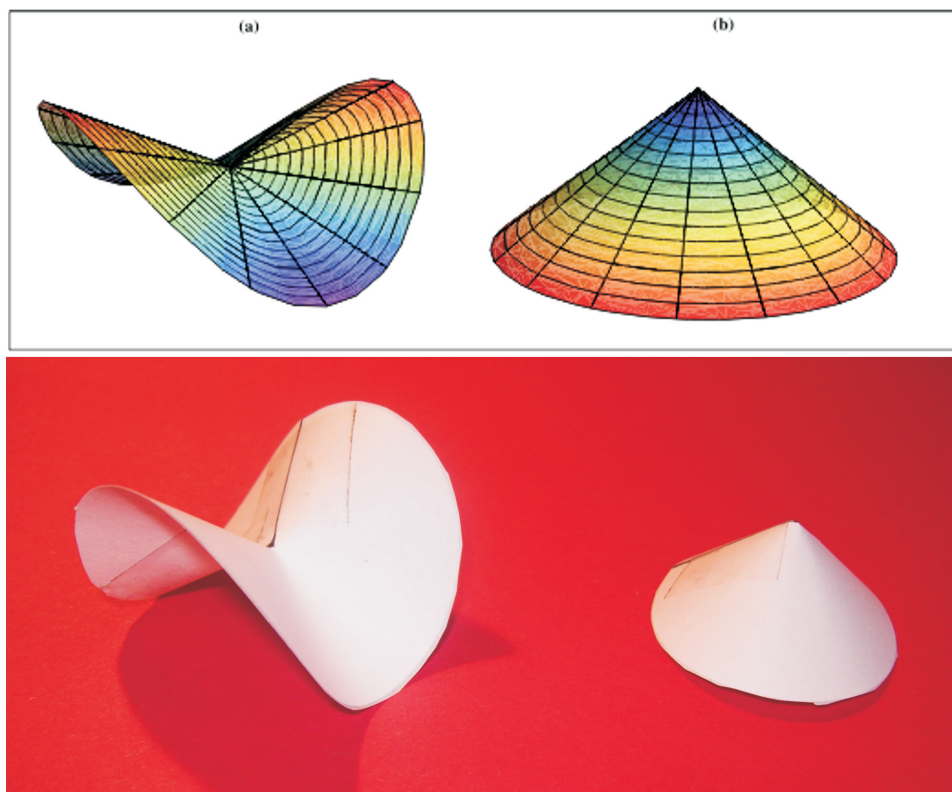


FIGURE 2.16 – Haut : les deux solutions du problème à larges déformations. (a) $k > 0$ et la solution est un cône possédant deux oscillations. (b) $k < 0$ et le cône de révolution est solution. Bas : les formes obtenues à partir d'un disque de papier ($k = \pm 0.25$).

L'exemple que nous venons de développer illustre bien comment le caractère anisotrope de la croissance permet de générer des structures non triviales. D'autre part, on a également montré comment un processus de croissance pouvait générer spontanément des structures singulières. Bien que moins étudiée que l'hétérogénéité de la croissance, l'anisotropie de cette dernière est un élément important du développement biologique, et notamment végétal (Dumais *et al.* 2004, Baskin 2005). Ce problème de croissance a d'ailleurs été récemment étendu à des déformations plus importantes pour lesquelles la contrainte d'auto-évitement devient cruciale (Müller *et al.* 2008, Stoop *et al.* 2010).

Conclusion du chapitre

On a développé dans ce chapitre une théorie permettant de décrire la croissance d'un objet mince. Dans la limite où les déformations sont modérées, ce modèle est universel, c'est-à-dire qu'il est valable pour n'importe quel objet élastique, quelle que soit son équation constitutive. D'autre part, on a pu montrer que la croissance possédait dans cette limite géométrique une interprétation simple et élégante : c'est une source de courbure moyenne et de courbure de Gauss. Ces quantités définissent de manière unique une surface mathématique, en général impossible à atteindre par une surface physique. Tout écart à cette forme préférentielle possède un coût élastique, qu'il faut minimiser pour déterminer la forme observée. On a ensuite montré que ce modèle permettait bien de rendre compte des formes observées dans deux systèmes simples présentant des mécanismes de variation de volume distincts.

3

L'importance du confinement : des brins d'herbe aux mélanomes

DANS le précédent chapitre, on a montré comment un objet libre se déformait lorsqu'il était soumis à une croissance incompatible. A titre d'illustration, on a étudié deux exemples représentatifs où cette croissance était hétérogène ou anisotrope. Mais que se passe-t-il lorsque l'incompatibilité ne vient pas du processus de croissance lui-même mais est due à des contraintes extérieures au système en croissance ? Par exemple, une feuille qui se développe à l'intérieur d'un bourgeon ne reste manifestement pas plate, quand bien même sa croissance serait homogène. C'est sur cette question du confinement que porte ce chapitre. Après un chapitre quelque peu végétal, et malgré les séduisants problèmes de compaction qu'offrent les plantes, tournons-nous vers la morphogénèse animale qui, on va le voir, soulève également d'intéressantes questions liées au confinement.

3.1 Présentation

Aux côtés de l'hétérogénéité et de l'anisotropie de croissance, le confinement joue un rôle important dans le processus de morphogénèse. Pour mieux appréhender cet effet, penchons-nous un instant sur un exemple simple : les brins d'herbe.

3.1.1 Le brin d'herbe et autres exemples de confinement latéral

Les brins d'herbe sont des structures minces allongées qui possèdent plusieurs veines parallèles séparant des régions relativement molles dont la croissance est plus rapide que celle des veines. D'un point de vue mécanique, la contrainte géométrique que représentent les veines introduit une contrainte biaxiale du matériau entre les veines, conduisant à un flambage de ces régions, comme illustré sur la figure 3.1.

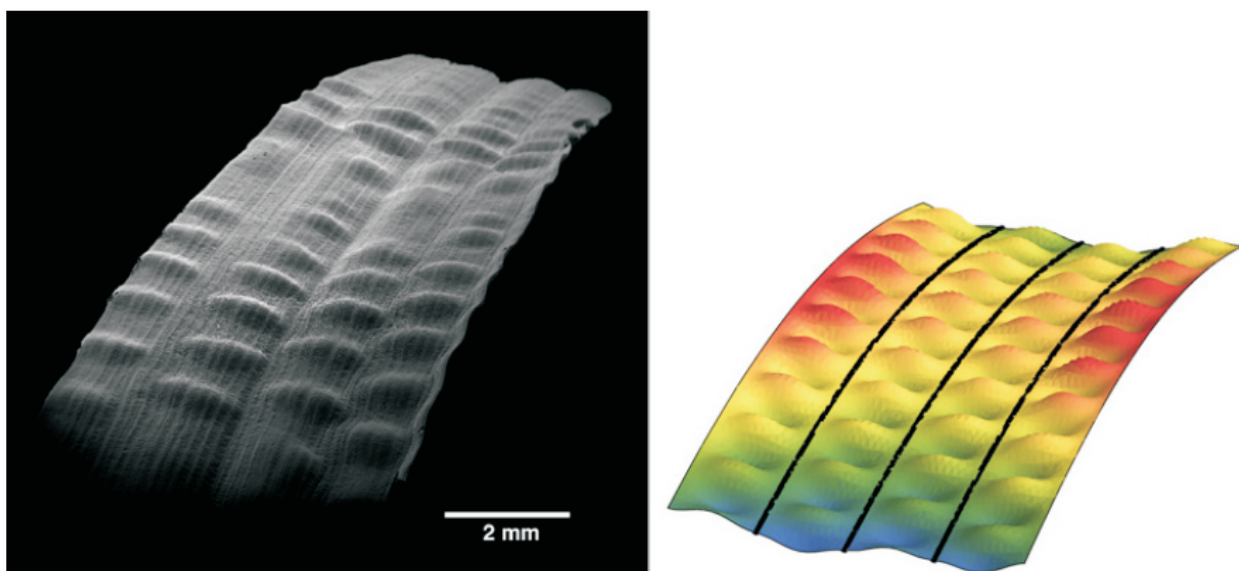


FIGURE 3.1 – Ondulation d'un brin d'herbe. À gauche, une image au microscope électronique, donnée par Jacques Dumais, illustrant les ondulations de la lamina située entre les veines. À droite, résultat théorique de la déstabilisation de plusieurs colonnes d'Euler.

Modélisons une portion d'un brin d'herbe délimitée par deux veines comme un ruban, infini dans la direction Y et de largeur b dans la direction X . On suppose que les bords de ce ruban sont encastrés dans les veines qui sont fixes et supposées infiniment rigides en flexion et en torsion. C'est une approximation extrêmement simple mais elle conduit à une bonne estimation de la longueur d'onde observée. On suppose un tenseur de croissance diagonal :

$$\mathbf{G} = \begin{pmatrix} 1+g & 0 & 0 \\ 0 & 1+g & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{pmatrix}. \quad (3.1)$$

Dans la configuration plane $(U, V, \zeta) = (0, 0, 0)$, il existe une contrainte résiduelle biaxiale $\sigma_0 = \sigma_{XX} = \sigma_{YY} = -2Eg$ induite par la croissance. Dans ce cas simple, les courbures de Gauss ψ et moyenne ϕ induites sont nulles. Le problème est alors analogue à la compression biaxiale d'une bande mince (Audoly 1999, Audoly *et al.* 2002) et on se contente de rappeler ici ces résultats. L'analyse de stabilité linéaire d'une plaque fine est simple et nous apprend qu'un objet mince plan bifurque vers une configuration ondulée lorsque la compression atteint environ $0.9\sigma_C$ où $\sigma_C = 4\pi^2 D / (Hb^2)$ est la contrainte critique de l'Elastica d'Euler, ce qui pour notre problème correspond à un seuil de croissance $g_C = 1.9(H/b)^2$, soit moins de un pour cent pour un brin d'herbe typique. La longueur d'onde qui caractérise cette configuration est d'environ $2b$, soit bien plus que la longueur que l'on observe dans la figure 3.1. En fait, le taux de croissance est largement supérieur au seuil g_C et des effets non linéaires se manifestent. Afin de saisir les conséquences de ces non-linéarités, on peut tirer parti de l'existence, au-delà d'un seuil en compression, d'une solution exacte des équations de Föppl-von Kármán, invariante par translation selon l'axe Y et appelée colonne d'Euler. Cette invariance se traduit par une courbure de Gauss nulle, rendant linéaires les équations d'équilibre. Cette solution étant valide loin du seuil, il est possible d'en étudier la stabilité. Au seuil d'instabilité de la colonne d'Euler, la longueur d'onde prédite est approximativement $0.8b$, soit une valeur considérablement réduite par rapport à l'analyse de stabilité linéaire. Cette valeur est plus en accord avec l'observation des brins d'herbe. Bien entendu, ce modèle est particulièrement simple et d'autres facteurs peuvent influencer le seuil et la longueur d'onde de l'instabilité, notamment l'anisotropie de la croissance qui tend à créer des forces compressives différentes dans les directions parallèles et transverses aux veines. D'autre part, les conditions aux limites pourraient prendre en compte le flambage et la torsion des veines qui, en réalité, ne sont pas infiniment rigides. Ce dernier élément permet en outre d'expliquer la structure alternée des oscillations que l'on observe sur la figure 3.1. Un autre argument repose sur le fait que, lors du développement du brin d'herbe, celui-ci est replié sur lui-même et que l'alternance des oscillations permet un repliement peu coûteux en énergie élastique.

Bien entendu, la croissance d'un brin d'herbe n'est ni un événement morphogénétique majeur ni une source de comportements physiques particulièrement complexes. Néanmoins, elle illustre bien l'importance du confinement dans la génération des formes, et des problèmes intéressants surgissent dès lors que le confinement ainsi que les taux de croissance deviennent plus importants. Dans la nature, ce phénomène de confinement est impliqué dans la croissance des feuilles dans leur bourgeon (Kobayashi *et al.* 1998) ou les ailes d'insectes dans leur cocon (Brackenbury 1994). Plus récemment, Couturier *et al.* (2009) ont montré que la présence d'une capsule (le bourgeon) entourant la feuille lors de son développement imposait une contrainte stérique forte et limitait les structures atteignables, impliquant notamment des relations entre la taille des veines et l'angle entre celles-ci. Dans des systèmes artificiels, plusieurs groupes se sont récemment penchés sur le phénomène de compaction de structures flexibles (Boué *et al.* 2006), comme des feuilles minces ou des tiges. Un exemple de tige compactée dans la nature est donné dans la figure 3.2-A où l'on peut voir la section d'un bourgeon d'eucalyptus. La fleur d'eucalyptus contient de nombreuses étamines fermement maintenues dans une capsule. La photo, prise par Jacques Dumais, montre la structure complexe de ces étamines fortement confinées et notamment la présence de plis.

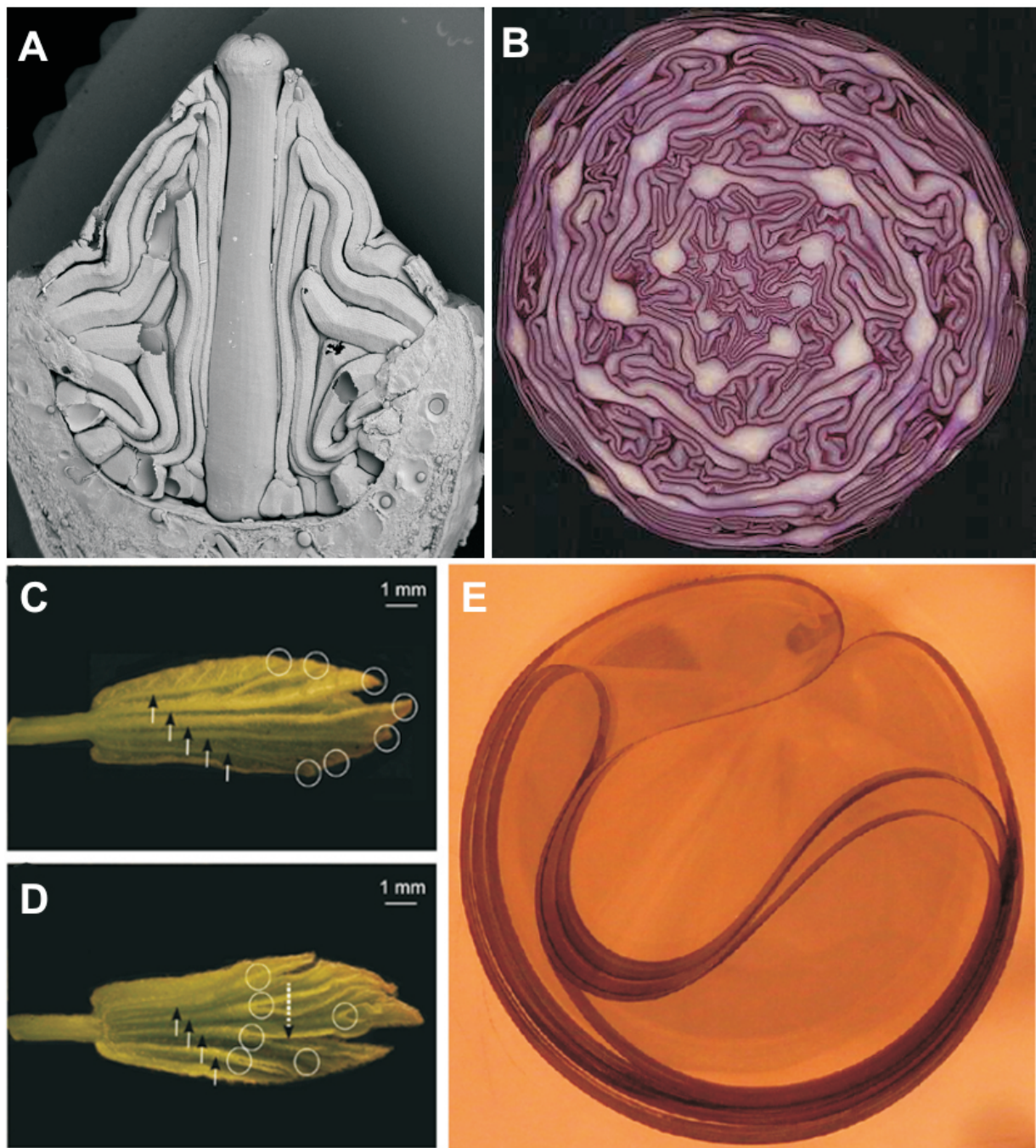


FIGURE 3.2 – Structures végétales et artificielles confinées. A : coupe d'un bourgeon d'eucalyptus (photo de Jacques Dumais). B : coupe d'un chou rouge. C-D : feuille d'acer campestre extraite de son bourgeon, figure tirée de [Couturier et al. \(2009\)](#) en vue abaxiale (C) et adaxiale (D). E : compaction d'une feuille de mylar circulaire tirée à travers un trou de diamètre bien inférieur à celui de la feuille, figure tirée de [Boué et al. \(2006\)](#).

3.1.2 Un autre type de confinement : les structures en feuillets

Si les objets minces sont légions dans le règne végétal, qu'en est-il chez les animaux ? En fait il apparaît que ceux-ci présentent également de nombreux tissus minces élastiques, à la différence près que ceux-ci sont fréquemment associés à des substrats, c'est-à-dire que l'une des faces (ou parfois les deux) est liée à un autre milieu élastique, qui peut être mince ou non. On parle alors de milieux stratifiés. Lors de la croissance, le substrat et le film mince, de part leur hétérogénéité structurelle, croissent généralement à des vitesses différentes, ce qui conduit à la formation de contraintes et, via des mécanismes de flambage, à des déformations. La présence du substrat restreint les déformations accessibles aux tissus et joue ainsi le rôle d'un confinement. On donne maintenant deux exemples de structures biologiques dont il a été supposé qu'elles résultent de ce type de mécanismes.

3.1.2.1 Les circonvolutions du cerveau

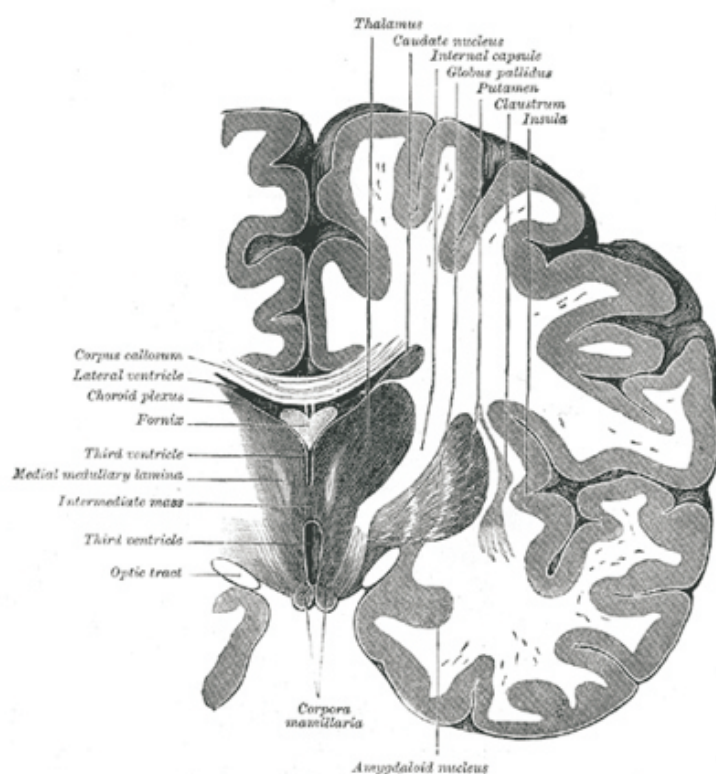


FIGURE 3.3 – Coupe d'un cerveau humain, illustrant les circonvolutions cérébrales. Figure tirée de [Gray \(1918\)](#).

cation, initialement proposée par [Le Gros Clark \(1945\)](#), a été réfutée par les expériences de [Barron \(1950\)](#), démontrant que l'ablation d'une large portion des tissus corticaux ne supprime pas la présence des circonvolutions, malgré le volume supplémentaire fourni au système. En fait, la formation de ce réseau de plis repose partiellement sur une croissance différentielle

Une coupe d'un cerveau humain telle que celle de la figure 3.3 illustre parfaitement la structure faite de repliements (sulci) et de renflements (gyri) qui caractérisent la surface du cerveau. La formation des circonvolutions du cerveau est initiée autour du cinquième mois après fécondation et se poursuit jusqu'à la fin de la première année après la naissance. Cette expansion est essentiellement due à la croissance et à la différenciation des cellules gliales et des neurones, plutôt qu'à la migration cellulaire ([Welker 1990](#)). Bien que le cerveau soit confiné dans la boîte crânienne, il s'avère que ce n'est pas ce confinement qui est responsable de la structure sinueuse du cortex cérébral, comme on pourrait l'imaginer à la lumière des exemples de la section précédente. Cette expli-

entre le cortex cérébral, la couche située à la périphérie du cerveau, et les cellules gliales, qui assurent le rôle de substrat. Comme mentionné précédemment, cette croissance contrainte, de par le comportement (en partie) élastique du tissu, se traduit par l'émergence d'ondulations (Richman *et al.* 1975, Todd 1982, Toro et Burnod 2005). Néanmoins, comme l'atteste la forte similarité entre les cortex cérébraux de jumeaux monozygotes, les effets mécaniques ne sont pas suffisants pour expliquer complètement ce phénomène, et des facteurs génétiques sont également impliqués dans ce processus de morphogénèse (Welker 1990, Van Essen 1997).

3.1.2.2 Les empreintes digitales

Plusieurs animaux possèdent, sur l'épiderme des zones plantaires et palmaires, un réseau unique de bosses et de creux qu'on appelle les empreintes digitales, illustrées sur la figure 3.4 ci-contre. Plusieurs hypothèses ont été envisagées pour expliquer la formation de ce réseau (Cummins 1926, Bonnevie 1927, Dell et Munger 1986) et bien qu'un consensus n'ait pas encore été atteint, deux points importants sont à retenir : (i) la génétique seule ne permet pas d'expliquer l'émergence de ces structures, car des jumeaux homozygotes ne possèdent pas les mêmes empreintes digitales; (ii) d'autre part, bien que le réseau n'apparaisse pas de manière totalement homogène sur l'ensemble de la surface concernée, le doigt par exemple, il ne semble pas que ce processus de formation résulte de l'établissement antérieur d'un programme de croissance, qui assignerait des zones de croissance localisée accrue. A contrario, il semblerait que ces structures résultent d'une instabilité mécanique globale du système derme-épiderme, due à la différence des taux de croissance entre le derme et l'épiderme durant le développement de l'embryon (Kollmann 1883, Cummins 1926, Bonnevie 1927, Kücken et Newell 2004; 2005).

Comme nous allons dans ce chapitre développer différents problèmes ayant trait à la croissance dans l'épiderme, attardons-nous quelque peu sur la structure de la peau.

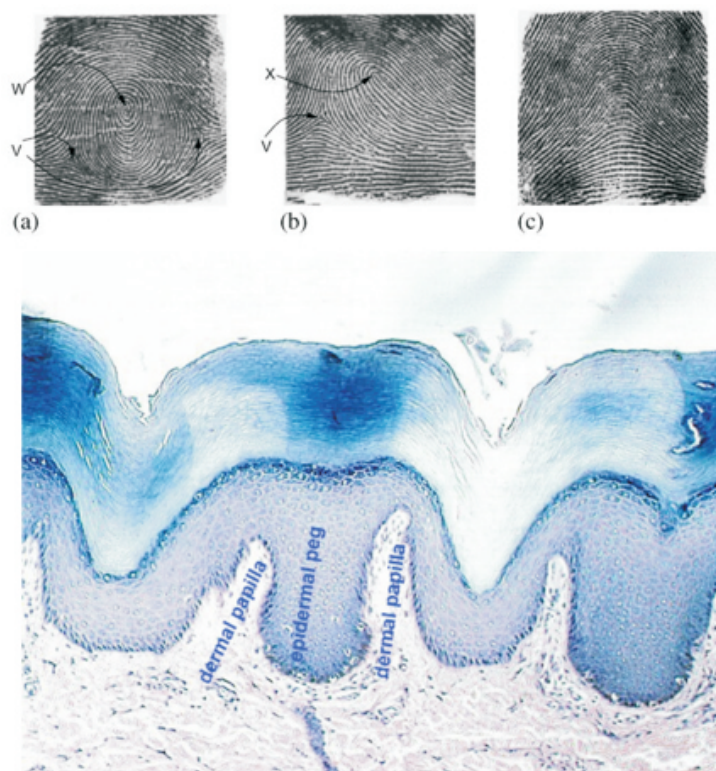


FIGURE 3.4 – Empreintes digitales. Haut : structures communes des empreintes digitales. (a) Verticille, (b) boucle et (c) arche. Les lettres v, w et x désignent des points singuliers caractérisant chacune de ces structures (delta, spirale et terminaison), figure tirée de Kücken et Newell (2004). Bas : section de l'interface derme-épiderme illustrant l'alternance des papilles dermiques et des crêtes épidermiques, image de G.V. Childs, Univ. of Arkansas for Medical Sciences.

3.1.3 La peau

3.1.3.1 Structure et fonction de la peau

La peau est un organe représentant environ 20 % du poids total d'un individu, assurant une large variété de fonctions, telles que la régulation thermique, l'isolation ou le sens du toucher. La peau peut essentiellement être divisée en trois couches (Montagna et Parakkal 1974) : l'épiderme, le derme et l'hypoderme :

- L'épiderme est un tissu épithélial stratifié, innervé et avasculaire, dont l'épaisseur varie entre 0.1 et 1 mm en fonction de l'emplacement anatomique, et qui comprend quatre types de cellule (Prost-Squarcioni *et al.* 2005). On trouve en grande majorité ($\sim 80\%$) des kératinocytes qui assurent la cohésion de l'épiderme, forment une barrière physique avec l'environnement extérieur et protègent de l'exposition lumineuse. Les kératinocytes sont fermement liés les uns aux autres par différentes jonctions : étanches, adhérentes, communicantes et desmosomes (Garrod et Collins 1992, Byrne *et al.* 2003). Au deuxième rang en termes du nombre de cellules, on trouve les mélanocytes ($\sim 5 - 10\%$), localisés au niveau de la couche basale, qui sécrètent la mélanine, un pigment photoprotecteur. Les cellules de Langerhans représentent environ 4 à 8 % de la population cellulaire de l'épiderme et sont des cellules dendritiques présentatrices d'antigènes qui permettent d'activer la réponse immunitaire des lymphocytes T. En dernier lieu, on trouve des cellules de Merkel, connectées à une extrémité nerveuse issue du derme. Elles assurent un rôle de récepteur mécanique et sont impliquées dans le sens du toucher. En fonction de l'abondance et de la morphologie des différents types de cellules, l'épiderme est lui-même divisé en quatre couches appelées respectivement, depuis le derme vers l'extérieur : couches basale, épineuse, granuleuse et cornée. Cette structure stratifiée est illustrée sur la figure 3.5.
- Le derme est un tissu connectif qui comprend du collagène, des fibres d'élastine, de la matrice extracellulaire et des fibroblastes et dont l'épaisseur est grossièrement comprise entre 1 et 4 mm (Odland 1991). A la différence de l'épiderme, le derme comprend des vaisseaux sanguins et lymphatiques, ainsi que des terminaisons nerveuses. De plus, plusieurs appendices cutanés sont également immergés dans le derme (diverses glandes, poils, etc.). Le derme est séparé de l'épiderme par une fine couche d'une épaisseur d'environ $0.5 - 1\ \mu\text{m}$, la membrane basale, qui possède une structure complexe (Chan 1997). Les kératinocytes de la zone basale de l'épiderme sont liés à la membrane basale par des hémidesmosomes (Borradori et Sonnenberg 1999), tandis que l'adhésion avec le derme est assurée par des boucles constituées de plusieurs fibres de collagène (type VII), sécrétée à la fois par les kératinocytes et les fibroblastes, à travers lesquelles s'enchevêtrent les fibres de collagène (essentiellement du collagène type I) du derme papillaire (Villone *et al.* 2008).
- Finalement on trouve l'hypoderme sous le derme. Il est composé essentiellement de globules adipeux confinés dans une matrice fibreuse, contenant éventuellement des portions des appendices cutanées. Il n'y a pas de séparation claire entre le derme et l'hypo-

derme, qui permet l'attachement aux muscles squelettiques et remplit essentiellement une fonction d'isolant.

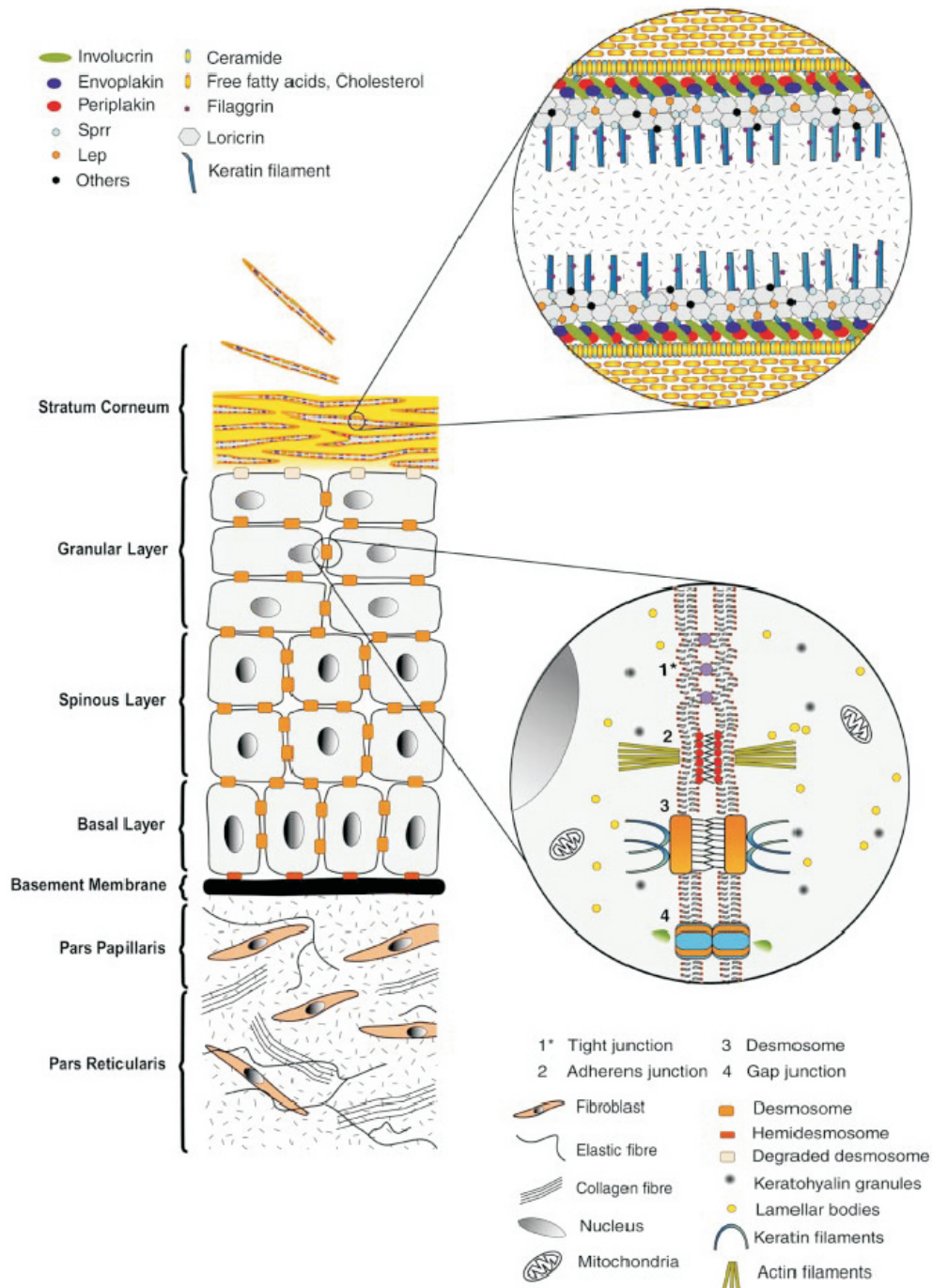


FIGURE 3.5 – Représentation schématique de la structure stratifiée de la peau, figure tirée de Byrne et al. (2003). Voir texte.

3.1.3.2 Prolifération et différenciation dans l'épiderme

Les kératinocytes sont créés par mitose au niveau de la zone basale de l'épiderme (une monocouche cellulaire ancrée à la membrane basale) et se déplacent ensuite vers la surface externe où ils sont régulièrement éliminés par des forces mécaniques (desquamation). Durant cette migration, qui dure approximativement 26 jours, les kératinocytes se différencient et subissent une importante évolution morphologique, avec notamment un aplatissement et une perte progressive du noyau et des différentes organelles, essentiellement remplacés par des fibres de kératine. Ce processus de régénération de l'épiderme est particulièrement intéressant et soulève quelques questions. En effet, on a évoqué l'importante cohésion des cellules de l'épiderme, à la fois entre elles, mais également avec la membrane basale. Ces deux types de cohésion sont des éléments cruciaux dans les modèles de croissance confinée permettant d'expliquer l'émergence des empreintes digitales par exemple pour deux raisons : la première dote l'épiderme d'une réponse élastique, au moins partiellement, tandis que la seconde permet le transfert des forces de l'épiderme vers le derme. Pourtant, il est bien connu qu'*in vitro* les cellules qui entament un programme de mitose se détache de leur substrat et acquiert une forme plus ou moins sphérique avant de se diviser, pour ensuite se rattacher à leur substrat (Terasima et Tolmach 1963). Ces idées semblent à première vue inconciliables. En fait, il s'avère qu'*in vivo*, la situation est particulièrement différente. Bien que les kératinocytes adoptent également dans ce cas une forme relativement sphérique, ils maintiennent durant la mitose les jonctions intercellulaires étanches et adhérentes, ainsi que les desmosomes (Jingugi et Ishikawa 1992, Baker et Garrod 1993). D'autre part, les hémidesmosomes, qui relient les kératinocytes souches à la membrane basale, sont aussi maintenus durant la division. Cela assure à la fois l'intégrité du tissu et permet de considérer l'épiderme et le derme comme deux couches fermement liées, et ce même durant le processus de croissance.

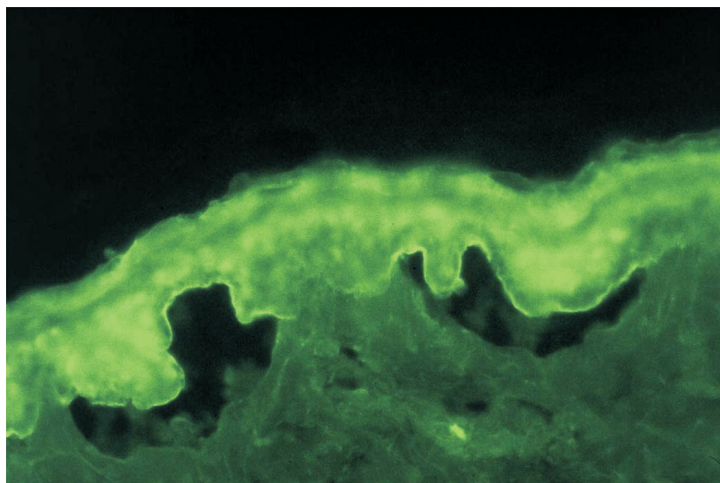


FIGURE 3.6 – Coupe histologique d'un individu atteint de l'épidermolyse bulleuse dystrophique, illustrant la déficience de la cohésion épiderme-membrane basale, photo de L.S. Chan, Univ. of Illinois.

Notons que ce dernier point est vrai pour un tissu sain. Une déficience dans l'adhésion des cellules de l'épiderme, ou dans l'adhésion épiderme-membrane basale, est par exemple observée durant la phase initiale d'évolution des mélanomes (Ciarletta *et al.* 2010) mais également dans diverses pathologies de la peau telles que le pemphigus ou l'épidermolyse bulleuse dystrophique, illustrée sur la figure 3.6. Cela vient également renforcer la validité des modèles mécaniques de formation des empreintes digitales car les individus présentant certaines variantes de cette dernière pathologie, c'est-à-dire pour lesquels une des hypothèses du modèle est fautive, possèdent en effet des empreintes digitales très peu prononcées (Coulombe *et al.* 2009).

3.2 La formation des primordia plumaires dans l'embryon du poulet

Certaines structures telles que les empreintes digitales ou les circonvolutions du cerveau sont vraisemblablement le fruit d'un processus de déstabilisation mécanique globale, ce qu'atteste la formation plus ou moins concomitante des différentes excroissances¹. Dans ce premier scénario, on l'a vu, il existe une couche mince qui croît de manière homogène, créant un champ de contraintes, également homogène, qui, au-delà d'un seuil, déstabilise la couche mince initialement plane (invariance par translation continue) pour se déformer en une structure présentant des ondulations périodiques (invariance par translation discrète). A contrario, de nombreux appendices cutanés (poils, écailles, plumes, glandes, etc.), bien qu'ils présentent une organisation spatiale régulière, ne sont en fait pas formés par ce type de mécanisme.

3.2.1 Eléments de biologie

La formation des appendices cutanés, ou phanères, du poulet est un exemple particulièrement bien étudié d'élaboration de structures spatiales qui n'a pas pour origine une instabilité globale du système. En fait, la formation des plumes dans l'embryon du poulet est un processus complexe que l'on peut très grossièrement diviser en deux étapes. Dans un premier temps, un « patron macroscopique » est établi, définissant des zones de compétence délimitées appelées champs cutanés phanérogènes, qui vont définir sur l'épiderme du poulet des aires contenant beaucoup de plumes (zones ptilogènes), peu ou pas de plumes (aptéries) et des écailles (lépidogènes) (Dhouailly 1977). Une fois le tégument régionalisé, les différents appendices se forment localement en suivant un « patron microscopique », qui varie selon le champ cutané phanérogène (Sengel 1976, Chuong 1998). Par exemple, les primordia plumaires sont formées de manière séquentielle à partir d'une rangée initiale, puis rangée par rangée, en quinconce de part et d'autre de la rangée initiale (Mayerson et Fallon 1985), un processus peu compatible avec une instabilité purement mécanique.

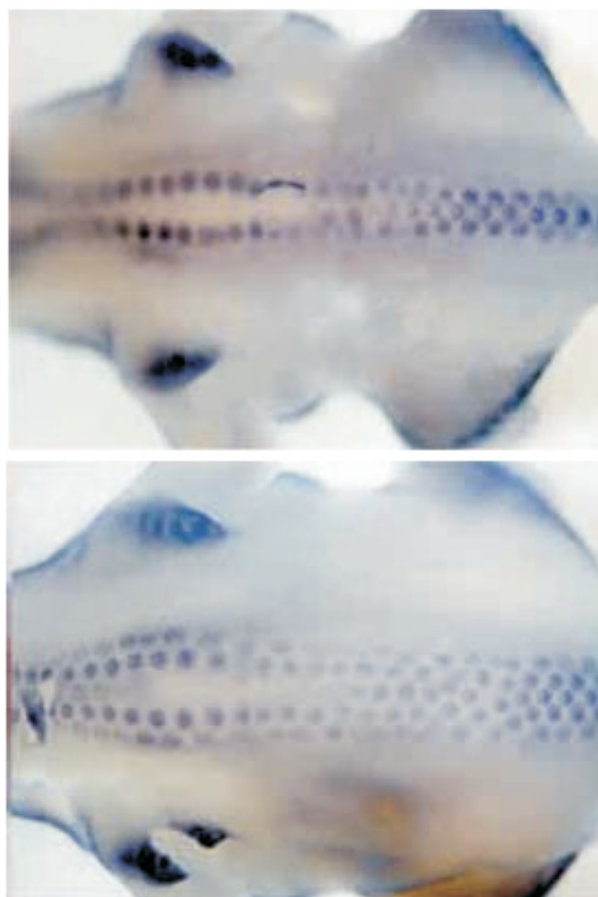


FIGURE 3.7 – Propagation des primordia plumaires dans l'embryon du poulet, figure tirée de Widelitz et al. (1999).

1. En fait, les empreintes digitales apparaissent initialement dans les zones où les contraintes sont les plus importantes.

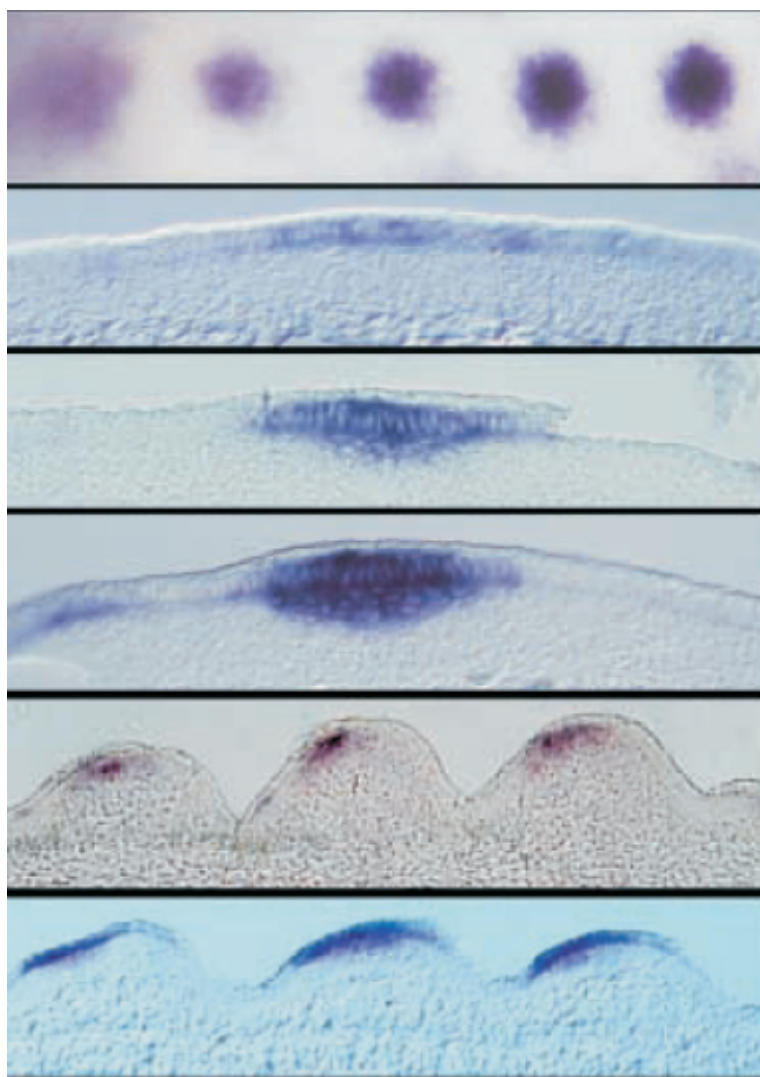


FIGURE 3.8 – Expression de la protéine BMP dans une zone ptilogène de l'embryon du poulet, figure adaptée de *Noramly et Morgan (1998)*. La première figure révèle que l'expression de la protéine BMP-2 détermine l'emplacement des futures placodes, qui forment ici une rangée. Les trois images suivantes sont des cryocoupes histologiques illustrant la formation des placodes. L'expression de la protéine BMP-2, initialement restreinte à l'ectoderme, s'étend ensuite aux cellules du derme sous-jacent qui se réorganise et se densifie. Les deux dernières coupes sont obtenues à un stade plus avancé et illustre la forme des primordia plumaires.

tenter de relier le champ de croissance local à la forme de l'excroissance initiale. Le but n'est pas tant ici de développer un modèle complet, décrivant l'agencement des différents primordia, mais plutôt de se pencher sur le problème de la croissance localisée sur substrat. Pour cela on écrit un modèle simple dont on discutera ensuite les implications et les limitations.

A l'inverse, des processus de réaction-diffusion, impliquant une compétition entre activateurs et inhibiteurs semblent plus compatibles avec ce type de structure se propageant depuis une source (*Turing 1952, Cruywagen et al. 1992; 1997, Kondo 2002*) et, en effet, une large palette de molécules impliquées dans cette transition complexe ont été identifiées (*Lin et al. 2006*). Qu'il s'agisse de plumes, glandes, poils ou écailles, la première étape de formation de l'appendice cutané est l'apparition d'une placode, c'est-à-dire d'un épaissement local de l'ectoderme (*Michon 1988*). Dans le cas des écailles, la placode reste plate, bien que les cellules qui la composent se différencient (*Chuong et al. 2000*). Dans le cas des plumes, cette zone devient ultérieurement hyperprolifératrice (zone de croissance localisée) et on observe une densification du derme sous-jacent, conduisant à la formation d'une excroissance (*Desbiens et al. 1991*), appelée primordium. Celle-ci possède initialement une symétrie axiale, avant d'acquérir une polarité antéro-postérieure (*Chodankar et al. 2003*).

On va s'intéresser ici à la première étape de formation de cette primordium plumaire et

3.2.2 Un modèle simple

On va modéliser ici la peau comme un système composé de deux couches élastiques, schématiquement représentées sur la figure 3.9. L'épiderme est un film mince d'épaisseur H et de module élastique E_f , de dimensions infinies dans les directions x et y , dont on va décrire la forme par les déplacements de sa surface neutre. Le film est rigidement attaché à un substrat, le derme, que l'on modélise comme un demi-espace élastique de module E_s que l'on suppose très mou par rapport à l'épiderme, i.e $E_s \ll E_f$.

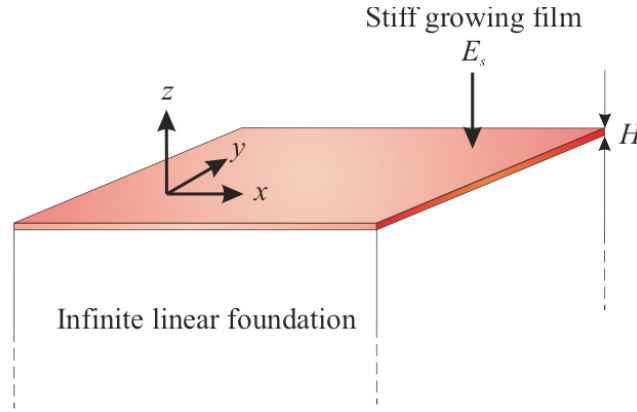


FIGURE 3.9 – Schéma illustrant les notations du problème.

Précisons juste que la couche mince rigide en croissance que nous considérons dans ce modèle bicouche est en réalité l'assemblage d'une couche assez rigide (la couche cornée) et d'une couche plus souple qui croît (la couche basale). On reprend les mêmes notations que dans le chapitre précédent et on dénote le déplacement transverse par $\zeta(x, y)$ et les déplacements longitudinaux par $u(x, y)$ et $v(x, y)$, dans les directions x et y , respectivement. On s'intéresse au cas où l'épiderme (la couche mince rigide) est soumis à un processus de croissance localisée, c'est-à-dire qui s'étend sur une largeur λ , dont on précisera ultérieurement l'ordre de grandeur. On suppose donc un tenseur de croissance de la forme :

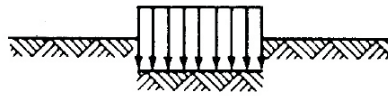
$$\mathbf{G} = \begin{pmatrix} 1 + g_x(x, y) & 0 & 0 \\ 0 & 1 + g_y(x, y) & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{pmatrix}. \quad (3.2)$$

La condition de localisation de la croissance implique que les fonctions $g_\alpha(x, y)$ s'annulent à l'infini. D'autre part, on suppose que les déplacements sont dans le domaine de validité du modèle de Föppl-von Kármán avec croissance développé dans le chapitre précédent. En présence d'un substrat, le système d'équations que nous avons dérivé est modifié comme suit :

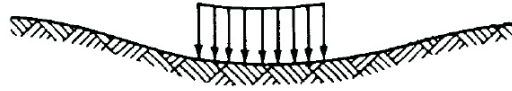
$$D\Delta^2\zeta - H \frac{\partial}{\partial x_\alpha} \left(\sigma_{\alpha\beta} \frac{\partial \zeta}{\partial x_\beta} \right) = p_z, \quad (3.3)$$

$$H \frac{\partial \sigma_{\alpha\beta}}{\partial x_\beta} = p_\alpha, \quad (3.4)$$

où p_z et p_α représentent respectivement les forces transverses et de cisaillement, par unité d'aire, transmises par le substrat au film. Pour l'ordre de grandeur des déplacements qui nous intéresse, il est raisonnable de négliger le cisaillement p_α (Audoly et Boudaoud 2008). L'expression de la force transverse p_z dépend du choix du comportement physique du substrat. On choisit ici une fondation de type Winkler, c'est-à-dire pour laquelle la force de rappel p_z est proportionnelle au déplacement transverse ζ . Ce type de fondation correspond à un tapis de ressorts indépendants. La limitation de ce type de modèle est évidente si l'objet en contact avec le substrat est d'extension spatiale finie, comme illustré sur la figure 3.10. Cela n'est pas un problème pour des objets infinis, comme c'est le cas dans notre système.



Fondation de Winkler



Demi-espace élastique

FIGURE 3.10 – Fondation de Winkler et demi-espace élastique. La réponse des deux substrats est identique lorsque la surface est sinusoïdale.

On choisit ce type de substrat pour deux raisons : tout d'abord, par sa simplicité, il permet d'obtenir des résultats analytiques ; d'autre part, les résultats obtenus à partir de ce modèle (dans le cas de structures spatialement étendues) présentent un bon accord avec des résultats expérimentaux, notamment loin du seuil d'instabilité du système (Sultan et Boudaoud 2008). A titre d'illustration, on se focalise dans l'immédiat sur un système invariant selon la direction y , croissant uniquement selon la direction x . Les résultats présentés dans la section suivante ont été remaniés et améliorés grâce aux remarques pertinentes d'Arezki Boudaoud lors de la correction de ce manuscrit.

3.2.2.1 Croissance unidirectionnelle

On s'intéresse d'abord au cas où $g_y(x, y) = 0$ et $g_x(x, y) = g(x)$. Sous l'hypothèse d'invariance dans la direction y , le système d'équations décrivant la plaque à l'équilibre devient :

$$D \frac{d^4 \zeta}{dx^4} - H \sigma_{xx} \frac{d^2 \zeta}{dx^2} = p_z, \quad \frac{d\sigma_{xx}}{dx} = 0. \quad (3.5)$$

De plus, puisque l'on s'intéresse aux structures localisées, toutes les quantités physiques doivent s'annuler à l'infini. On rejette également la solution $\zeta = 0$ qui correspond à un étalement de la plaque sur le tapis de ressorts. Cette solution, bien que d'énergie nulle, est en contradiction avec l'hypothèse $u \ll \zeta$, qui nous a permis de négliger les forces longitudinales p_α transmises par le substrat à la plaque. Par conséquent, $\sigma_{xx} = 0$ et le système se réduit à :

$$D \frac{d^4 \zeta}{dx^4} = p_z, \quad \sigma_{xx} = 0 \Leftrightarrow \frac{du}{dx} - g(x) + \frac{1}{2} \left(\frac{d\zeta}{dx} \right)^2 = 0. \quad (3.6)$$

On va supposer pour le moment que le processus de croissance est décrit par une fonction $g(x)$ paire et centrée en $x = 0$. Pour notre choix de substrat, la force transverse p_z à l'interface est reliée à la déflexion ζ par la formule :

$$p_z = -k\zeta, \quad (3.7)$$

k étant une constante spécifique de la fondation de Winkler. En utilisant cette formule, on peut réécrire le système (3.6) comme :

$$\frac{d^4 \zeta}{dx^4} + \left(\frac{\sqrt{2}}{\ell} \right)^4 \zeta = 0, \quad (3.8)$$

$$\frac{du}{dx} = g(x) - \frac{1}{2} \left(\frac{d\zeta}{dx} \right)^2. \quad (3.9)$$

On a introduit ici la longueur caractéristique $\ell = \sqrt{2} (D/k)^{1/4}$. Etant donné la symétrie du processus de croissance, il est logique de chercher une solution (ζ, u) dérivable en $x = 0$ comme un jeu de fonctions respectivement paire et impaire en x . A l'instar du champ de croissance, ζ et u doivent s'annuler à l'infini, et, sous ces conditions, on trouve :

$$\zeta(x) = A e^{-|x|/\ell} \left(\cos \frac{x}{\ell} + \sin \frac{|x|}{\ell} \right), \quad (3.10)$$

$$u(x) = \int_0^x \left\{ g(y) - \frac{1}{2} \left(\frac{d\zeta}{dy} \right)^2 \right\} dy. \quad (3.11)$$

La condition $\lim_{x \rightarrow \infty} u(x) = 0$ fixe le coefficient A . Alternativement, cette équation peut être comprise comme la condition que u ne contribue pas à l'étirement de la plaque. Cela implique :

$$\frac{A^2}{2\ell} = \int_0^\infty g(x) dx = \frac{\delta}{2}, \quad (3.12)$$

où δ est la variation de longueur de la plaque ($\delta > 0$) et ℓ la dimension d'une longueur.

On a donc une solution du problème bidimensionnel, valide pour n'importe quel processus de croissance s'annulant à l'infini. Il est intéressant de noter que, dans ce modèle simple, la forme des solutions localisées est essentiellement déterminée par la longueur de persistance ℓ

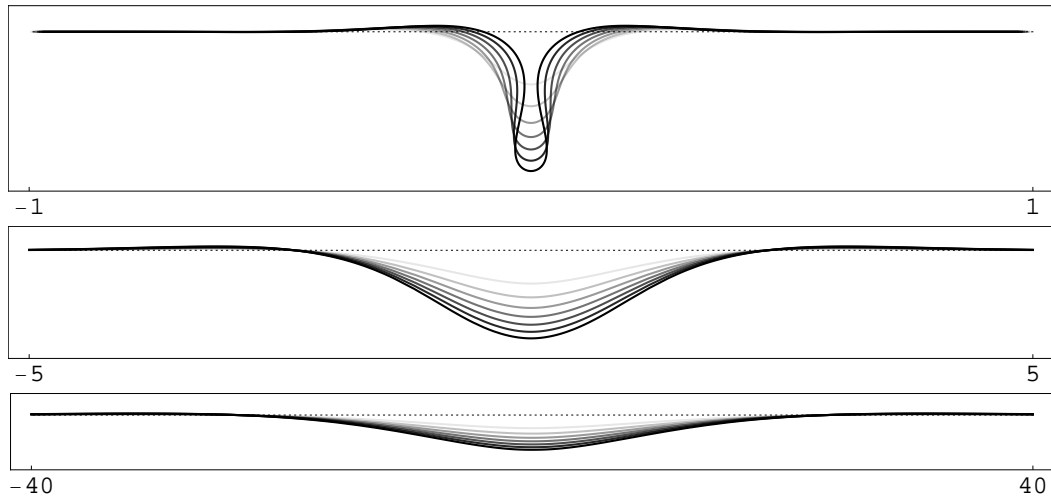


FIGURE 3.11 – Solution théorique pour la formation d'une placode bidimensionnelle. On a choisit ici un champ de croissance de la forme $g(x) = \delta / (\lambda \sqrt{\pi}) \exp(-x^2 / \lambda^2)$. Dans les trois figures, l'unité de longueur choisie est la largeur caractéristique du champ de croissance λ . Les trois figures correspondent, du haut vers le bas, à des rapports λ / ℓ égaux à 10, 1 et 0.1, respectivement. La variation totale de masse δ varie pour chaque figure entre 0 (en traits pointillés) et 0.4 (traits du gris au noir).

du film et leur amplitude par la variation globale de volume. L'amplitude locale du champ de croissance est un effet du second ordre, apparaissant uniquement dans la solution (3.11) pour le déplacement longitudinal u . Cela signifie que ces structures sont extrêmement robustes face à des variations spatio-temporelles du champ de croissance. Un corollaire de ce résultat est qu'il est impossible, en deux dimensions et dans les limites de ce modèle, de créer une surface arbitraire, invariante dans une direction de l'espace, par un processus de croissance donné. D'un point de vue pratique, on pourrait être tenté de contourner cette limitation en jouant sur les propriétés physiques du substrat, par exemple en modulant spatialement le coefficient élasticité de la fondation de Winkler. Néanmoins, cette approche n'est pas aussi porteuse que l'on pourrait espérer, et, bien que d'autres structures plus complexes soient atteignables, la réalisation d'une surface arbitraire reste inaccessible (Coman 2006).

La structure localisée décrite ici possède une largeur d'ordre ℓ et une hauteur d'ordre $\sqrt{\delta \ell}$. Par conséquent, le rapport d'aspect hauteur/largeur de l'excroissance est d'ordre $\sqrt{\delta / \ell}$, ce qui signifie que, pour une variation de masse δ fixée et une longueur de persistance ℓ décroissante, la taille globale de la structure décroît mais semble étirée dans la direction transverse, comme illustré sur la figure 3.11. La solution (3.10)-(3.11) est essentiellement valide pour des champs de croissance dont la dimension caractéristique λ est inférieure ou comparable à la longueur de persistance ℓ . Dans le cas où $\lambda \gg \ell$, il existe une région du film où $u \gg \zeta$, ce qui est en contradiction avec les hypothèses du modèle. Dans cette situation, la compression étant importante sur une zone bien plus grande que la longueur de persistance de la plaque, on s'attend à ce que le système devienne globalement instable dans cette région, avec l'émergence d'une structure sinusoïdale de longueur d'onde d'ordre ℓ (Cerde et Mahadevan 2003, Sultan et Boudaoud 2008), n'annulant pas complètement la contrainte longitudinale σ_{xx} , et reliée à une

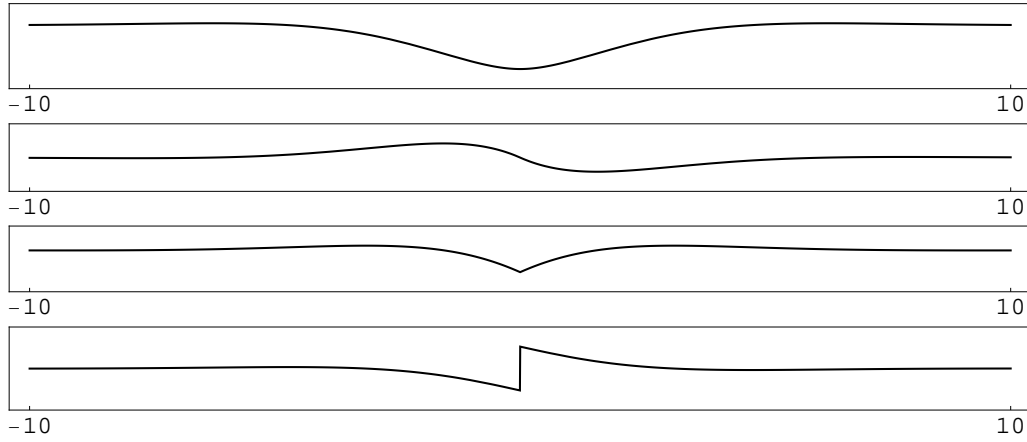


FIGURE 3.12 – La solution la moins singulière de (3.8) et ses dérivées. De haut en bas sont représentées la déflexion ζ et ses trois premières dérivées. Ces dérivées sont reliées respectivement à la pente, le couple de forces lié à la flexion et le champ de cisaillement effectif qui est discontinu. On a choisi ici $\lambda = 1$, $\ell = 2$ et $\delta = 0.2$.

zone plane pour laquelle σ_{xx} est nulle. Ce type de solution soulève néanmoins un problème de raccordement entre les deux phases. Plus généralement, le raccordement entre différentes phases présentant des longueurs d'onde différentes, notamment en deux dimensions, soulève des problématiques intéressantes et des travaux sur ce sujet sont actuellement en cours dans différentes équipes de recherche.

Cette solution ζ est continue par morceau et, de plus, elle est deux fois continûment dérivable en tout point. Néanmoins, la dérivée troisième de cette fonction possède une discontinuité en $x = 0$. Cette discontinuité de la dérivée troisième correspond à un saut dans le champ de « cisaillement effectif » et la taille du saut est $8D\sqrt{2\delta}/\ell^{5/2}$. On peut se demander si cette singularité est juste une conséquence d'un défaut du modèle. En particulier, la condition de parité de la déflexion ζ peut sembler arbitraire étant donné le découplage entre le champ de croissance et le déplacement transverse. En effet, il est tout à fait possible de construire d'autres solutions sans parité de l'équation (3.8). En fait la condition $\lim_{x \rightarrow \infty} \zeta(x) = 0$ impose que la fonction ζ soit définie par morceau. A une constante multiplicative près, fixée par la condition (3.12), la solution générale de (3.8) possède trois constantes indéterminées. La condition que la solution soit de classe \mathcal{C}^2 implique trois conditions de continuité (pour la fonction et ses deux premières dérivées) en $x = 0$, dont la solution est la fonction paire (3.10). Les autres solutions de cette équation, en général sans parité, ne vérifient pas ces trois conditions et sont en fait de classe \mathcal{C}^0 ou \mathcal{C}^1 ². D'autre part, on pourrait envisager une autre famille de solutions, définies sur plus de deux sous-domaines, et qui par conséquent posséderont une discontinuité à la jonction entre les domaines adjacents. Par conséquent, on peut voir (3.10), non plus comme la solution paire (dérivable en $x = 0$) de (3.8) s'annulant à l'infini, mais comme la solution la moins singulière de (3.8) s'annulant à l'infini.

2. On précise que ces solutions sont en général sans parité car, puisqu'elles ne vérifient pas une (ou deux) des conditions de continuité des dérivées en $x = 0$, elles ont donc des constantes indéterminées qui peuvent être utilisées pour fixer ou non la parité de ces solutions.

Cette singularité est similaire à celle prédite pour l'application d'une force localisée sur un tige reposant sur une fondation de Winkler (Biot 1937) et, par conséquent, la solution (3.10)-(3.11) n'est valable *en tout point* que s'il existe une force localisée dont l'expression est $8D\sqrt{2\delta}/\ell^{5/2}\delta(x)$ ou $\delta(x)$ est la distribution de Dirac. En l'absence d'une telle force en $x = 0$, la solution que nous avons obtenue est valable partout *sauf* en $x = 0$ où la discontinuité doit être régularisée. Une régularisation rigoureuse de ce type de singularité requiert une analyse de couche limite, pouvant éventuellement conduire à une focalisation de l'énergie, un phénomène courant dans les plaques élastiques minces (Lobkovsky 1996, Ben Amar et Pomeau 1997, Cerda et Mahadevan 1998, Witten 2007). Il doit donc exister une région au voisinage de $x = 0$ où la solution possède une structure plus complexe. Dans cette région, on peut s'attendre à ce que les quantités physiques varient dans la direction z transverse à la plaque mais une telle régularisation est hors de portée de ce modèle. Alternativement, en autorisant une variation dans la direction y , comme dans le cas des plis rectilignes, on peut dans certains cas construire une solution interne régulière en $x = 0$ que l'on raccorde ensuite à la solution (3.10) qui s'interprète alors comme la solution *externe* du problème posé et non pas comme la solution *en tout point*. Cette analyse est toutefois assez difficile en pratique et n'est connue que pour le pli rectiligne, c'est-à-dire pour une solution dont le comportement au voisinage de $x = 0$ est $\zeta \sim |x|$. Nous n'avons pas réussi à adapter cette méthode au cas de la solution (3.10) dont le terme dominant dans le développement asymptotique au voisinage de 0 est x^2 . En revanche, on peut construire une solution paire de classe C^0 qui se comporte au voisinage de $x = 0$ comme un pli rectiligne et que l'on peut donc raccorder sans problème avec la solution interne proposée par Lobkovsky (1996)³.

Avant d'évoquer le cas tridimensionnel, on peut tout d'abord s'intéresser au cas où le substrat présente des non-linéarités. La symétrie du problème implique que le premier terme non linéaire dans la réaction du substrat est cubique et la réponse (3.7) devient :

$$p_z = -k\zeta + k_2\zeta^3. \quad (3.13)$$

La constante k_2 est positive et traduit le durcissement de la réponse du ressort pour des étirements de taille finie. Dans l'approximation linéaire, la solution de ce problème est celle trouvée précédemment. Maintenant, pour des taux de croissance non infinitésimaux, une analyse faiblement non linéaire permet de saisir l'effet des non-linéarités. Pour cela introduisons le petit paramètre ϵ et écrivons la solution du problème en puissance de ϵ , jusqu'à l'ordre 4 :

$$\zeta(x) = \epsilon\zeta^{(0)} + \epsilon^3\zeta^{(1)}, \quad u(x) = \epsilon^2u^{(0)} + \epsilon^4u^{(1)}, \quad (3.14)$$

où $\zeta^{(0)}$ et $u^{(0)}$ sont les solutions (3.10)-(3.11). Par cohérence, l'amplitude δ du processus de croissance doit être d'ordre ϵ^2 et on pose $\delta = \epsilon^2\tilde{\delta}$. Les équations d'équilibre, à l'ordre 4 en ϵ , deviennent alors :

$$\frac{d^4\zeta^{(1)}}{dx^4} + \left(\frac{\sqrt{2}}{\ell}\right)^4 \zeta^{(1)} = \left(\frac{\sqrt{2}}{\ell_2}\right)^4 \left(\zeta^{(0)}\right)^3, \quad \frac{du^{(1)}}{dx} = -\frac{d\zeta^{(0)}}{dx} \frac{d\zeta^{(1)}}{dx}, \quad (3.15)$$

3. Ceci est possible si la largeur x^* de la couche limite est très petite devant la longueur de persistance ℓ .

où on a introduit la longueur $\ell_2 = \sqrt{2}(D/k_2)^{1/4}$. Ces équations sont intégrées pour donner :

$$\zeta^{(1)}(x) = \frac{(\ell\delta)^{3/2}}{400\sqrt{2}} \left(\frac{\ell}{\ell_2}\right)^4 \left\{ 10e^{-\frac{3|x|}{\ell}} \left(12 \cos \frac{x}{\ell} - 6 \sin \frac{|x|}{\ell} + \cos \frac{3x}{\ell} - \sin \frac{3|x|}{\ell} \right) - e^{-\frac{|x|}{\ell}} \left(81 \cos \frac{x}{\ell} - 399 \sin \frac{|x|}{\ell} \right) \right\}, \quad u^{(1)}(x) = - \int_0^x \frac{d\zeta^{(0)}}{dy} \frac{d\zeta^{(1)}}{dy} dy. \quad (3.16)$$

On peut voir sur la figure 3.13 l'influence des non-linéarités dues au substrat. Cet effet est particulièrement prononcé à l'extrémité de la structure et ne modifie pas la taille caractéristique de l'excroissance. D'autre part, cette perturbation étant de classe C^6 , elle n'affecte pas, et en particulier elle ne régularise pas, la discontinuité de la solution de base.

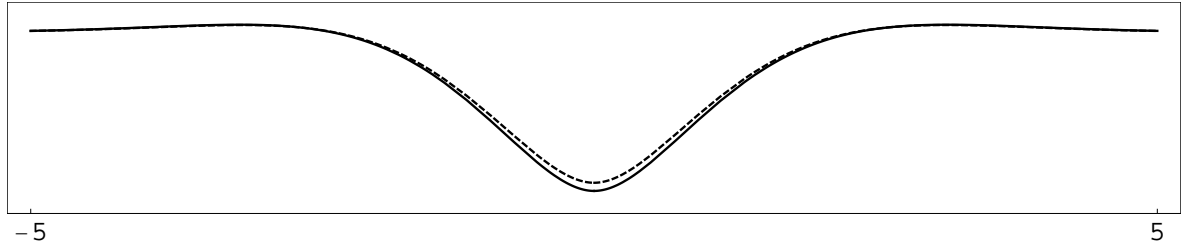


FIGURE 3.13 – Influence des non linéarités du substrat. On a choisi ici $\lambda = 1$, $\ell = 2$, $\delta = 0.2$ et $\epsilon = 0.1$. La solution linéaire est en traits pleins et la solution non linéaire est en traits pointillés.

3.2.2.2 Quelques mots sur le problème tridimensionnel

En trois dimensions, la condition d'inextensibilité, une bonne approximation pour les grandes déformations, implique les trois relations $\sigma_{xx} = \sigma_{xy} = \sigma_{yy} = 0$. A la différence du problème unidimensionnel, ces équations peuvent déterminer de manière unique les trois champs inconnus du problème : u_x , u_y , ζ ou alternativement, si le profil de la surface est imposé, u_x , u_y et g (pour une croissance isotrope). Notons que dans ce cas, l'énergie de flexion n'est pas minimisée et les conditions aux limites ne sont en général pas respectées. Cela signifie qu'en trois dimensions le processus de croissance impose une contrainte bien plus forte que dans le cas bidimensionnel sur les structures observées à l'équilibre. En l'absence de cisaillement entre le substrat et la plaque (i.e $p_\alpha = 0$), l'équation donnant la forme de la plaque sur son substrat est juste l'équation inhomogène de Monge-Ampère : $[\zeta, \zeta] = \psi$. Il est intéressant de noter qu'à la différence du cas bidimensionnel où la distribution spatiale du processus de croissance est peu importante, la situation est inverse dans le cas tri-dimensionnel et les effets liés à la flexion et au rappel élastique du substrat sont négligeables face à la distribution du processus de croissance.

On notera toutefois pour conclure cette section que le modèle d'une fondation de Winkler n'est pas tout à fait adapté à l'étude d'une croissance localisée. Plus généralement, l'approche film sur substrat, s'il est attrayant par sa simplicité, possède des limitations importantes que nous discutons à présent.

3.2.3 Les limites de l'approche film sur substrat

Le modèle de plaque que nous avons développé dans le second chapitre de ce mémoire reposait sur différentes hypothèses dont celle de membrane. Rappelons que selon cette hypothèse, les deux faces de la plaque étant libres, les contraintes normales au plan se développent très peu dans l'épaisseur de la plaque et il est possible de les négliger. Lorsque la plaque est en contact avec un substrat, il est clair que cet argument n'est plus valide. On peut néanmoins envisager que pour une plaque confinée sur un substrat très mou, i.e $E_s \ll E_f$, cette hypothèse se maintienne grâce à la condition de continuité des contraintes normales entre le film et le substrat. Deux questions se posent alors naturellement. Tout d'abord, peut-on évaluer le domaine de validité de cette approximation, c'est-à-dire préciser la valeur du rapport élastique E_s/E_f à partir de laquelle le modèle film de Föppl-von Kármán sur substrat conduit à une erreur non négligeable ? D'autre part, est-ce que les systèmes biologiques présentés précédemment (primordia plumaires, empreintes digitales, etc.) entrent dans cette approximation ?

Commençons donc par évaluer le rapport E_s/E_f pour quelques tissus biologiques. Les mesures expérimentales permettant d'estimer cette valeur sont extrêmement diverses, notamment à cause du comportement très fortement anisotrope de la peau. *In vitro*, il est possible bien que délicat d'isoler les différentes couches et d'en extraire un module d'Young (c'est-à-dire le coefficient élastique dans le régime linéaire). En revanche, il est difficile de savoir comment cette séparation influence les paramètres biomécaniques. *In vivo*, il est complexe de mesurer les constantes élastiques des différentes couches indépendamment et les valeurs de ces paramètres doivent être déduites de modèles numériques complexes prenant notamment en compte la géométrie du système. D'autre part, les valeurs obtenues dépendent fortement du type de mesure (traction, indentation, ondes élastiques (Gennisson *et al.* 2004), etc.), de l'âge et de l'état de santé du sujet, de l'emplacement anatomique et de l'utilisation éventuelle de produit cosmétique (hydratation). Le tableau 3.1 rassemble quelques exemples de mesures.

A la lecture de ce tableau, on peut plus ou moins dégager une tendance. La couche cornée est relativement rigide avec un module élastique compris entre 200 kPa et 1 GPa. Cette variabilité d'un facteur 5000, bien que déconcertante, est en fait liée à la température et au taux d'humidité (Park et Baddiel 1972). Chez le cochon d'Inde, les mesures de Matsumura *et al.* (2003) révèlent que le module d'Young de la couche kératinisée de l'épiderme est d'environ 180 kPa en solution physiologique et qu'il atteint 10 MPa pour un taux d'humidité relative de 15 %. Wu *et al.* (2005) relève même des valeurs pouvant aller jusqu'à 1 GPa et Papir *et al.* (1975) relève des valeurs atteignant 8.9 GPa chez le rat (à 25 degrés Celsius et 26 % d'humidité). D'autre part, l'épiderme, la couche basale et le derme possèdent des coefficients élastiques similaires allant de la dizaine à la centaine de kPa. Dans diverses études sur la formation des empreintes digitales ou des rides, les auteurs utilisent fréquemment la rigidité de la couche cornée de l'épiderme qui est de l'ordre de quelques MPa comme valeur représentative de l'épiderme. Comparée à la valeur typique pour le derme, de l'ordre de quelques dizaines de kPa, on obtient des ratios élastiques E_s/E_f relativement petits, grossièrement compris entre 0.01 et 0.1. Néanmoins, cette valeur est sous-estimée pour deux raisons. Tout d'abord, peut-être un peu contre-intuitivement, la rigidité de l'épiderme n'est pas donnée par la valeur, mesurée *in vitro*, de sa couche la plus rigide et l'ensemble couche basale - couche cornée qui constitue l'épiderme est caractérisé par des modules élastiques de l'ordre de la centaine de

Epiderme	Basale	Cornée	Derme	Situation	Source
0.13	-	-	0.08	<i>in vivo</i>	Maeno <i>et al.</i> (1998)
0.25	-	-	0.05	<i>in vitro</i>	Tran <i>et al.</i> (2007)
-	-	5 – 1000	-	<i>in vitro</i>	Wu <i>et al.</i> (2005)
-	-	-	0.5 – 50	<i>in vitro</i>	Kuwazuru <i>et al.</i> (2008)
-	0.06	0.6	0.06	<i>in vivo</i>	Hendricks (2005)
-	0.1	0.18 – 10	0.1	cochon	Matsumura <i>et al.</i> (2003)
-	-	12 – 8900	-	rat	Papir <i>et al.</i> (1975)

TABLEAU 3.1 – Quelques mesures des propriétés biomécaniques de la peau, mesurée en MPa. Epiderme désigne l'ensemble des couches comprises entre la couche basale et la couche cornée. Basale désigne la couche basale et parfois l'ensemble couche basale/derme papillaire. Derme désigne soit le derme réticulaire, soit l'ensemble derme papillaire et réticulaire. Hormis les deux dernières lignes, les mesures sont effectuées sur des échantillons humains.

kPa. Cela est dû au fait qu'*in vivo*, la couche cornée est plus hydratée et cela réduit sa rigidité de manière drastique. D'autre part, la formation des différentes structures de l'épithélium, comme les empreintes digitales, a lieu au stade embryonnaire où, par conséquent, le système est immergé. Comme mentionné par Matsumura *et al.* (2003), en milieu aqueux, la rigidité de la couche cornée est sensiblement la même que celle des couches plus profondes de la peau. Ces deux raisons conduisent donc vers des rapports élastiques E_s/E_f plutôt compris entre 0.1 et 1. De toute évidence, l'hypothèse de substrat mou n'est pas vérifiée de manière univoque. Il reste donc maintenant à déterminer si, pour ces valeurs, le modèle film de Föppl-von Kármán sur substrat linéaire donne ou non une bonne approximation de la longueur d'onde des instabilités entraînées par la croissance. Dans le reste de ce chapitre, on va tenter de répondre à cette question. Pour cela, il est nécessaire de résoudre le problème élastique complet, c'est-à-dire sans faire d'hypothèse sur la manière dont varient les contraintes dans l'épaisseur de la couche en croissance. Une fois ce problème résolu, on pourra conclure sur le domaine de validité du modèle couche sur substrat. Afin de ne pas restreindre l'analyse à cette seule question, on va s'intéresser à un système précis, possédant une géométrie intéressante : la croissance des mélanomes. A première vue, le lien entre croissance des mélanomes et formation des empreintes digitales peut sembler un peu flou. En fait comme on va le voir très rapidement, un mélanome est essentiellement un système à symétrie cylindrique comprenant un anneau de cellules prolifératrices entourant un disque de cellules quiescentes ou nécrotiques. Ce système est topologiquement équivalent à une couche mince sur un substrat infini et les deux systèmes sont strictement équivalents dans la limite où le rayon du disque interne tend vers l'infini.

3.3 Les tumeurs solides avasculaires

3.3.1 Présentation du problème

D'un point de vue physiologique, la progression des tumeurs de la peau est initiée par la dérégulation de l'équilibre (l'homéostasie) entre les différents composants cellulaires du tissu. Dans un épiderme sain, il existe une « unité épidermique de mélanisation ». Ce terme désigne la relation symbiotique entre un mélanocyte et les trente-six kératinocytes qui lui sont associés, auxquels il est chargé d'apporter des mélanosomes. Ce transfert d'organelles spécialisées, qui permettent de synthétiser la mélanine, est permis grâce à la structure « tentaculaire » des mélanocytes (issus de la crête neurale) qui étendent leurs dendrites jusqu'aux parties supérieures de l'épiderme. La mélanine permet aux kératinocytes de se protéger des radiations ultra-violettes. Ces derniers, en retour, contrôlent la différenciation et la prolifération des mélanocytes. Dans un tissu sain, les mélanocytes partagent la couche basale avec les kératinocytes et le ratio (environ un pour huit) entre les deux types de cellule est constant durant toute la vie (Haass et Herlyn 2005). Plusieurs facteurs sont susceptibles de rompre cet équilibre. En particulier, la sous-expression des E-cadhérines des mélanocytes leur permet d'échapper au contrôle des kératinocytes adjacents et ils entament alors un processus de prolifération anormale (Hsu *et al.* 2000, Ciarletta *et al.* 2010).

Une fois initié, le développement du mélanome est similaire au développement de nombreuses tumeurs solides et peut être grossièrement divisé en trois étapes. Le premier stade, appelé croissance avasculaire, est une période du développement durant laquelle la tumeur croît essentiellement grâce à la diffusion des nutriments et de l'oxygène dans la matrice extracellulaire. Durant cette phase de croissance, la tumeur comprime la matrice qui l'environne en se développant. Cela augmente la pression dans l'agrégat de cellules et entrave la diffusion. Cet effet, combiné à l'augmentation du rayon du sphéroïde, entraîne la stratification de la tumeur. Depuis le centre jusqu'à la périphérie, on trouve d'abord un cœur de cellules nécrotiques, entouré par une région de cellules quiescentes. Ces cellules en dormance possèdent suffisamment de nutriments pour assurer le fonctionnement de leur métabolisme mais sont incapables de se multiplier. Finalement, on trouve à la périphérie un anneau de cellules cancéreuses hyperprolifératrices. Cette structure stratifiée est illustrée sur la figure 3.14 ci-contre. Dans un environnement aussi confiné, une croissance additionnelle conduit à une déstabilisation du système, illustrée sur la figure 3.15. Cette perte de symétrie est habituellement expliquée par le principe biologique selon lequel le système va chercher à maximiser sa surface de contact avec la matrice afin d'augmenter la quantité de nutriments fournis à la tumeur. A la lumière des exemples précédents, on peut néanmoins se demander si des effets mécaniques peuvent contribuer à l'émergence de cette instabilité. Notons également que l'apparition de cette in-

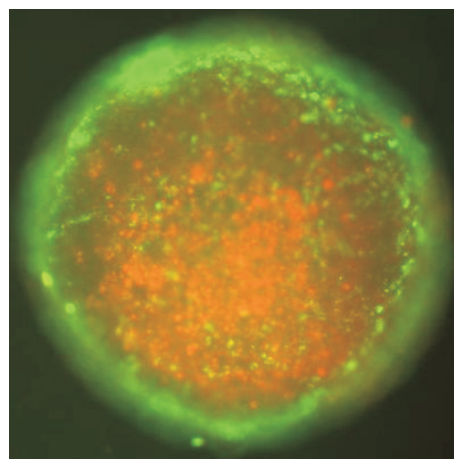


FIGURE 3.14 – Structure stratifiée caractéristique des tumeurs. Les cellules prolifératrices sont marquées en fluorescence verte et les cellules mortes sont en orange, (photo de Michael A. Henson).

stabilité est concomitante de l'entrée dans la seconde phase de la croissance de la tumeur : la phase vasculaire.

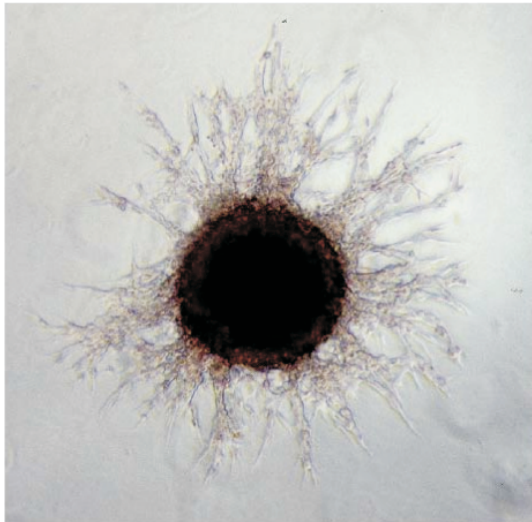


FIGURE 3.15 – Agrégat de cellules cancéreuses piégées dans une matrice d'agar. La tumeur initialement sphérique se déstabilise et on observe la formation de dendrites. La figure est tirée de [Habib et al. \(2003\)](#).

bénin à un comportement agressif. Dans l'évaluation clinique des mélanomes, cette transition de forme est en effet un critère crucial.

Le système ABCDE désigne un diagnostic visuel simple permettant d'évaluer assez précisément le caractère malin ou bénin d'une lésion cutanée suspecte. Cet acronyme, qui signifie *Asymétrie, Bords irréguliers, Couleurs variées, Diamètre et Evolution* (ou parfois *Elévation*), rassemble les principaux critères qui caractérisent les mélanomes. Il est intéressant de noter que les critères d'asymétrie et d'irrégularité de contour sont des indicateurs clairs de malignité car ils ont une haute spécificité (respectivement 72 % et 71 %). Cela signifie que si ces caractéristiques sont observées il y a un fort risque que la lésion soit réellement maligne. En revanche, un certain nombre de lésions cancéreuses ne possèdent pas ces spécificités (ces critères ont une faible sensibilité, respectivement 57 % et 57 %). D'un autre côté, le critère diamètre (qui est considéré comme observé si le diamètre de la lésion dépasse 6 mm) est un indicateur de malignité potentielle car les mélanomes dont le diamètre est inférieur à 6 mm représentent uniquement 5 % des lésions cancéreuses (il a une spécificité basse 63 % et une haute sensibilité 90 %). Cette haute sensibilité suggère qu'il existe un seuil de volume pour amorcer la transition vers un comportement agressif de la lésion. Pour poursuivre avec le langage de la physique non linéaire, on note également que l'instabilité peut présenter deux aspects : soit une large modulation du contour (la longueur d'onde est de l'ordre du diamètre du système), auquel cas elle est appelée asymétrie, ou bien la frontière de la tumeur est caractérisée par une oscillation de petite longueur d'onde (bords irréguliers). Motivé par les questions physiques mentionnées précédemment et la transition observée durant l'évolution des tumeurs, on étudie ici la croissance d'un anneau entourant un disque de volume fixé.

Cette phase est caractérisée par l'organisation par la tumeur de son propre réseau en nourriture et en oxygène. L'apparition du cœur nécrotique provoque la libération de facteurs de croissance endothéliale vasculaire qui favorise la croissance des vaisseaux sanguins en direction de la tumeur. La connexion avec le système sanguin permet également l'évacuation des produits toxiques accumulés dans la tumeur. Une fois le contact établi, la tumeur entre dans une phase métastatique dans laquelle elle utilise le système sanguin de l'hôte pour aller former de nouvelles tumeurs loin du seuil d'initiation. Il n'y a pas de preuve que la transition de forme soit reliée à la biochimie qui amorce la transition vers la croissance vasculaire, bien que les deux phénomènes semblent être reliés à la présence d'un cœur nécrotique. Néanmoins, comprendre la transition de forme est important car elle indique le passage d'un état relativement

3.3.2 Le modèle

3.3.2.1 Définition du système

On considère le système modèle suivant : un disque élastique incompressible (corps I) de rayon unité est entouré par un anneau élastique également incompressible (corps II), de rayon interne 1 et de rayon externe B , comme illustré sur la figure 3.16.

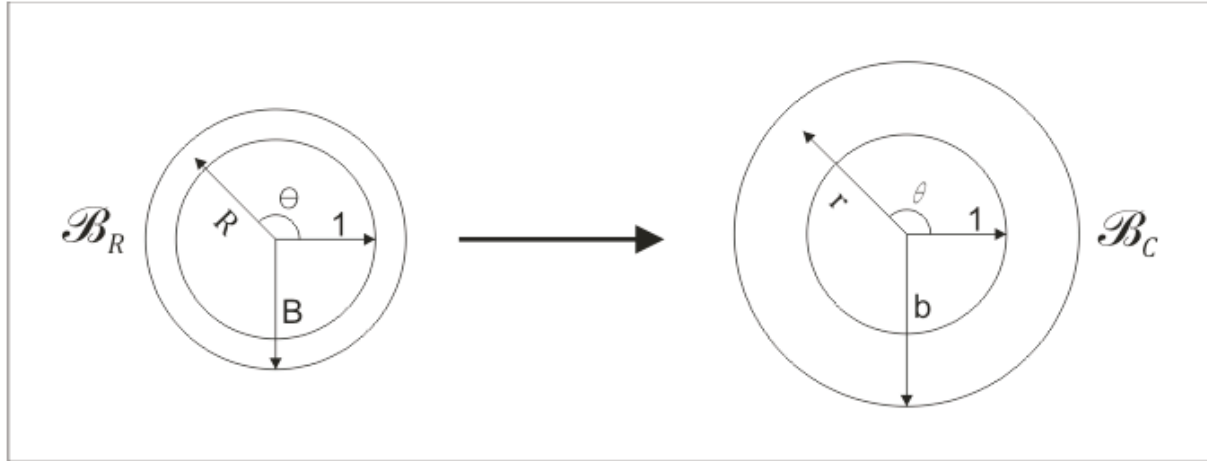


FIGURE 3.16 – On suppose que la configuration de référence \mathcal{B}_R évolue d'abord en conservant sa symétrie cylindrique vers la configuration courante \mathcal{B}_C . Le disque interne est incompressible et par conséquent son rayon conserve sa valeur 1 durant cette déformation, en déformation plane $z = Z$. La configuration de référence (resp. courante) est décrite par les variables (R, Θ) (resp. r, θ).

On utilise des coordonnées cylindriques (R, Θ) et les configurations de référence des corps I et II (respectivement \mathcal{B}_{IR} et \mathcal{B}_{IIR}) sont définies comme les régions :

$$\mathcal{B}_{IR} = \{(R, \Theta) \in \mathbb{R} \times [0, 2\pi[\mid 0 \leq R \leq 1, \quad 0 \leq \Theta < 2\pi\}, \quad (3.17)$$

$$\mathcal{B}_{IIR} = \{(R, \Theta) \in \mathbb{R} \times [0, 2\pi[\mid 1 \leq R \leq B, \quad 0 \leq \Theta < 2\pi\}. \quad (3.18)$$

D'autre part, on va supposer qu'il existe une énergie de surface associée à la frontière libre du système. Dans le cas des tumeurs, cette énergie peut être associée à des adhésions homotypique et hétérotypique différentes. Cette énergie se traduit par une force à la frontière libre qui, dans la configuration courante, s'écrit :

$$\vec{t} = -\sigma k \vec{n}, \quad (3.19)$$

où k est la courbure de l'interface dans la configuration courante. Dans une formulation Lagrangienne, cette formule s'écrit :

$$\vec{T} = -\sigma k J_F \mathbf{F}^{-T} \vec{N}. \quad (3.20)$$

On va maintenant chercher une solution axisymétrique dont on étudiera ultérieurement la stabilité. On rappelle qu'une solution du problème élastique doit satisfaire les équations d'équilibre (1.33)-(1.34) :

$$\left. \begin{aligned} \operatorname{div} \mathbf{T} + \vec{b} &= 0 \\ C(\mathbf{A}) &= 0 \end{aligned} \right\} \quad \text{dans } \mathcal{B}_C, \quad (3.21)$$

$$\mathbf{T}\vec{n} = \vec{t} \quad \text{sur } \partial \mathcal{B}_C. \quad (3.22)$$

3.3.2.2 Etat axisymétrique

Solution de base A partir de cet état de référence que nous supposons libre de toute contrainte, l'anneau externe est soumis à un processus de croissance tandis que l'aire du disque interne reste fixe. On peut toujours se ramener au cas où les corps I et II croissent à des vitesses différentes par une dilatation (ou une réduction) globale du système. On suppose que l'évolution initiale du système préserve la symétrie radiale. Puisque le disque interne ne croît pas et qu'il est incompressible, la position des points matériels est inchangée durant ce processus. Après la déformation, les corps I et II dans la configuration courante (respectivement \mathcal{B}_{IC} et \mathcal{B}_{IIC}) sont décrits par les domaines :

$$\mathcal{B}_{IC} = \{(r, \theta) \in \mathbb{R} \times [0, 2\pi[\mid 0 \leq r = r_I(R) = R \leq 1, \quad 0 \leq \theta = \Theta < 2\pi\}, \quad (3.23)$$

$$\mathcal{B}_{IIC} = \{(r, \theta) \in \mathbb{R} \times [0, 2\pi[\mid 1 \leq r = r_{II}(R) \leq b, \quad 0 \leq \theta = \Theta < 2\pi\}. \quad (3.24)$$

On suppose que le processus de croissance dans l'anneau est homogène et isotrope. Il est représenté par le tenseur de croissance suivant :

$$\mathbf{G} = \begin{pmatrix} \gamma & 0 \\ 0 & \gamma \end{pmatrix}. \quad (3.25)$$

Puisque l'on s'intéresse à des déformations invariantes par rotation, c'est-à-dire indépendantes de la variable Θ , le tenseur \mathbf{F} représentant le gradient de la déformation est :

$$\mathbf{F} = \begin{pmatrix} \frac{\partial r_{II}}{\partial R} & 0 \\ 0 & \frac{r_{II}}{R} \end{pmatrix}. \quad (3.26)$$

En vertu de la décomposition multiplicative de Kröner-Lee $\mathbf{F} = \mathbf{A}\mathbf{G}$ et de l'hypothèse d'incompressibilité, i.e $\det \mathbf{A} = 1$, on obtient :

$$\det \mathbf{F} = \det \mathbf{G} \Leftrightarrow \frac{\partial r_{II}}{\partial R} \frac{r_{II}}{R} = \gamma^2. \quad (3.27)$$

La continuité des déplacements à l'interface entre les corps I et II impose $r_I(1) = r_{II}(1) = 1$. Sous cette condition, l'équation (3.27) est intégrée et on obtient :

$$r_{II}(R) = \sqrt{\gamma^2 R^2 + (1 - \gamma^2)}. \quad (3.28)$$

On cherche maintenant le champ de contraintes associé avec cette déformation. Ici on anticipe sur l'analyse de stabilité linéaire de cette configuration à venir et on choisit de résoudre la version Eulérienne (1.33)-(1.34) des équations d'équilibre. En vertu de la symétrie de la déformation, la seule équation d'équilibre non nulle est, en vertu de (1.33) :

$$\frac{dT_{rr}}{dr} + \frac{1}{r} (T_{rr} - T_{\theta\theta}) = 0. \quad (3.29)$$

On suppose maintenant que le corps II est décrit par une équation constitutive néo-Hookéenne qui peut s'écrire, en déformation plane $z = Z$:

$$\mathcal{W}_{II} = \frac{\mu_{II}}{2} (\lambda_{IIr}^2 + \lambda_{II\theta}^2 - 2), \quad (3.30)$$

où λ_{IIr} et $\lambda_{II\theta}$ sont les étirements élastiques principaux (les racines carrées des valeurs propres du tenseur élastique $\mathbf{A}^T \mathbf{A}$). Rappelons que pour un matériau incompressible, $\mu_{II} = E_{II}/3$ où E_{II} est le module d'Young. En utilisant la définition (1.32) pour le tenseur de Cauchy, l'équation d'équilibre (3.29) devient :

$$\frac{dp_{II}}{dr} = \mu_{II} \left(\frac{d\lambda_{IIr}^2}{dr} + \frac{1}{r} (\lambda_{IIr}^2 - \lambda_{II\theta}^2) \right). \quad (3.31)$$

En coordonnées courantes, les étirements élastiques $\lambda_{IIr}(r)$ et $\lambda_{II\theta}(r)$ s'écrivent :

$$\lambda_{IIr}(r) \equiv \lambda_{II}(r) = \sqrt{1 + \frac{\gamma^2 - 1}{r^2}}, \quad \lambda_{II\theta}(r) = \frac{1}{\lambda_{II}(r)}. \quad (3.32)$$

On peut maintenant intégrer l'équation (3.31) soumise à la condition au bord suivante pour le tenseur de contraintes de Cauchy :

$$T_{IIrr}(b) = -\sigma/b, \quad (3.33)$$

où $b = r_{II}(B)$ est le rayon externe après la déformation⁴. On obtient pour le champ de pression dans l'anneau $p_{II}(r)$ l'expression suivante :

$$p_{II}(r) = \frac{\sigma}{b} + \frac{\mu_{II}}{2} \left(\lambda_{II}^2(b) + \lambda_{II}^2(r) + \log \left(\frac{\lambda_{II}^2(b)}{\lambda_{II}^2(r)} \right) \right). \quad (3.34)$$

Notons bien que le champ de contraintes dans l'anneau est indépendant des propriétés mécaniques du disque interne. Ce dernier n'étant pas étiré élastiquement ($\lambda_{Ir} = \lambda_{I\theta} = 1$) dans la configuration courante, seules ses propriétés linéaires sont pertinentes. On se contenter donc de supposer uniquement que le disque interne est constitué d'un matériau homogène, isotrope et incompressible, caractérisé par une densité d'énergie élastique \mathcal{W}_I . Par cohérence avec l'élasticité linéaire, on doit avoir :

4. Notons bien que, puisque les longueurs sont normalisées par le rayon du disque interne, que l'on note A , il faut également renormaliser la tension de surface par cette même longueur. La quantité que l'on note σ est donc en réalité la tension de surface physique divisée par A et est homogène à un module élastique.

$$\frac{\partial \mathcal{W}_I}{\partial \lambda_{Ir}}(\mathbf{I}) = \frac{\partial \mathcal{W}_I}{\partial \lambda_{I\theta}}(\mathbf{I}) = \mu_I, \quad (3.35)$$

où μ_I est le coefficient élastique infinitésimal de cisaillement du matériau. Cela implique :

$$T_{Irr} = T_{I\theta\theta} = \mu_I - p_I(r). \quad (3.36)$$

L'insertion de l'équation (3.36) dans l'équation d'équilibre (3.29) implique que la pression $p_I(r)$ à l'intérieur du disque est constante. Sa valeur est donnée par la continuité des contraintes normales à l'interface $r = 1$, i.e $T_{Irr}(1) = T_{IIrr}(1)$. On trouve pour la pression p_I :

$$p_I = \mu_I + \frac{\sigma}{b} + \frac{\mu_{II}}{2} \left(\lambda_{II}^2(b) - \gamma^2 + \log \left(\frac{\lambda_{II}^2(b)}{\gamma^2} \right) \right). \quad (3.37)$$

Discussion Les deux composantes non nulles T_{Irr} et $T_{II\theta\theta}$, respectivement composantes radiale et circonférentielle du champ de contraintes, sont représentées sur la figure 3.17. A cause de la symétrie, il n'y a aucune contrainte de cisaillement dans le système. Les deux composantes sont maximales, en valeur absolue, près du cœur et diminuent en se rapprochant de la frontière libre du système. Dans le cas où le volume de l'anneau externe augmente, celui-ci est en extension radiale ($T_{Irr} > 0$) et en compression orthoradiale ($T_{II\theta\theta} < 0$), deux effets en compétition, respectivement stabilisant et déstabilisant (Goriely et Ben Amar 2005, Goriely et al. 2006). Dans cette situation, le disque interne est soumis à une tension homogène, i.e $T_{Irr} = T_{I\theta\theta} = T_{IIrr}(1)$. Ce résultat est similaire aux conclusions de Eshelby (1957; 1959) sur l'état de contrainte des inclusions sphériques en croissance⁵, immergées dans une matrice infinie linéairement élastique. Dans le cas de la résorption, ces résultats sont inversés et l'anneau est en compression radiale et tension orthoradiale. Le disque interne est en compression. Le cas plan, dont nous avons souligné l'importance précédemment, est facilement recouvert dans la limite où le rayon interne A tend vers l'infini. Dans nos unités, cela correspond à la limite $B \rightarrow 1$ et $\sigma \rightarrow 0$. Dans cette limite, on trouve les valeurs suivantes pour le déplacement et le champ de contraintes. Définissons les épaisseurs courantes $h = b - 1$ et de référence $H = B - 1$. On trouve alors :

$$\lim_{A \rightarrow \infty} h/H = \gamma^2, \quad (3.38)$$

$$\lim_{A \rightarrow \infty} T_{Irr} = 0, \quad (3.39)$$

$$\lim_{A \rightarrow \infty} T_{II\theta\theta} = -\mu_{II} \left(\gamma^2 - \frac{1}{\gamma^2} \right). \quad (3.40)$$

La continuité des contraintes entraîne par conséquent que les contraintes dans le milieu I (dans ce cas un demi-plan) sont nulles. Les formules précédentes sont intéressantes car elles nous apprennent que, tant que le film en croissance reste plan, les contraintes transverses sont

5. Plus précisément, possédant un « étirement propre » (de l'anglais *eigenstrain*), un concept voisin du modèle de croissance utilisé dans ce mémoire.

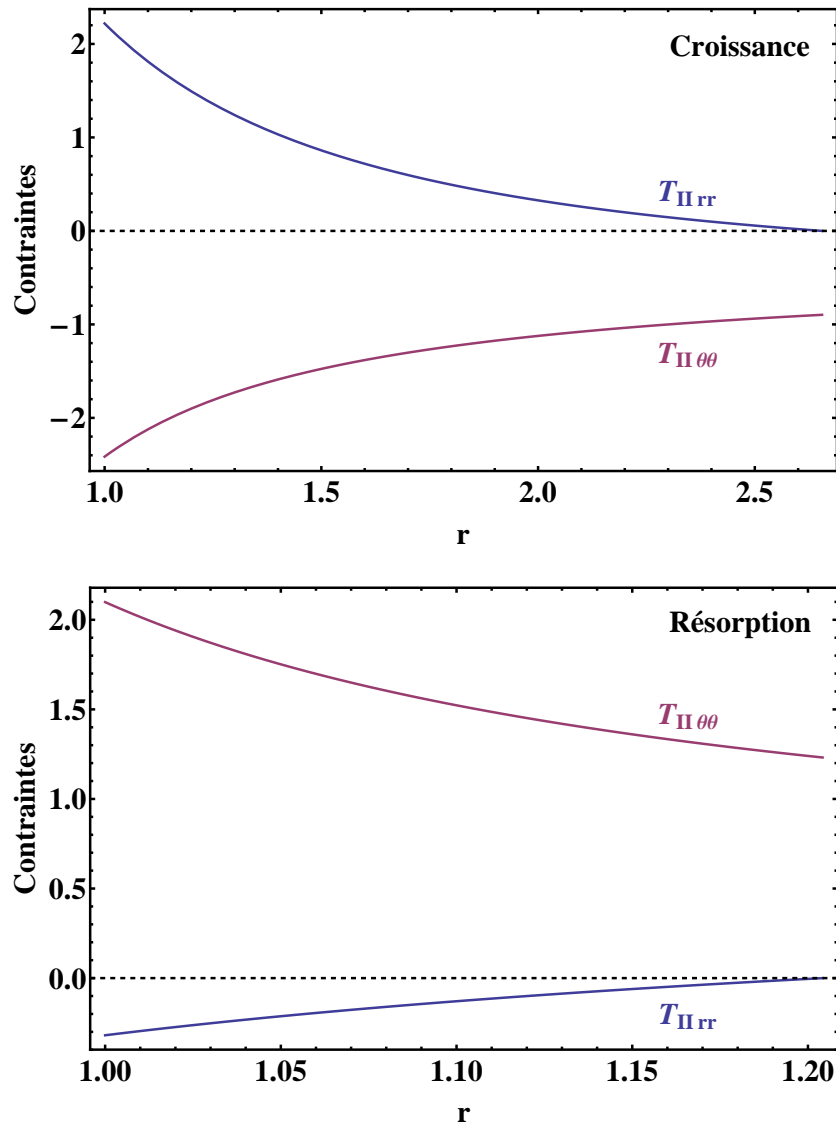


FIGURE 3.17 – Tracé des deux composantes non nulles dans l’anneau T_{IIrr} et $T_{II\theta\theta}$, respectivement composantes radiale et circonférentielle du tenseur de contraintes de Cauchy, exprimées dans la configuration courante. Le rayon extérieur initial est $B = 1.5$, le module d’élasticité est $\mu_{II} = 1$ et la tension de surface est $\sigma = 10^{-4}$. Haut : système en croissance, on a choisi un taux de croissance $\gamma = 2.2$, ce qui donne un rayon externe déformé $b = 2.7$. Bas : résorption, on a choisi $\gamma = 0.6$, ce qui donne un rayon externe déformé $b = 1.2$. La valeur des contraintes $T_{Irr} = T_{I\theta\theta}$ dans le disque interne est donnée par la valeur $T_{IIrr}(1)$.

nulles et la plaque est purement en compression (ou en tension dans le cas d’une diminution de volume). Cela signifie qu’au moins jusqu’au seuil de déstabilisation l’hypothèse de membrane est vérifiée. On va maintenant procéder à l’analyse de stabilité linéaire de la solution axisymétrique.

3.3.2.3 Analyse de stabilité linéaire

Solution pour le disque interne Dans la configuration courante, le disque interne, que l'on a supposé homogène et isotrope, n'est pas étiré mais soumis à une pression hydrostatique (il est en tension dans le cas de la croissance). Par conséquent, les équations d'équilibre décrivant le comportement du disque au voisinage de cette configuration doivent nécessairement se ramener aux équations classiques d'un objet élastique linéaire homogène et isotrope. Pour se familiariser avec le formalisme des déformations incrémentales, dérivons déjà ces équations. Dans le disque, on a les relations : $\mathbf{G} = \mathbf{I}$, $J_F = J_G = J_A = 1$ et $\mathbf{A} = \mathbf{F}$. Par conséquent l'équation constitutive (1.47) se réduit à :

$$\mathbf{S}_0^{(1)} = \mathcal{L} : \mathbf{F}^{(1)} - p^{(1)} \mathbf{I} + p^{(0)} \mathbf{F}^{(1)}. \quad (3.41)$$

Rappelons que le tenseur $\mathbf{S}_0^{(1)}$ représente le champ de contraintes associé à la perturbation, dans la configuration courante. Maintenant la contrainte d'incompressibilité incrémentale (1.54) prend la forme :

$$\text{Tr}(\mathbf{F}^{(1)}) = 0 \quad \Leftrightarrow \quad \frac{\partial u}{\partial r} + \frac{1}{r} \left(\frac{\partial v}{\partial \theta} + u \right) = 0. \quad (3.42)$$

L'équation d'équilibre (1.50) s'écrit alors :

$$\text{div}(\mathcal{L} : \mathbf{F}^{(1)}) + (\mathbf{F}^{(1)})^T \cdot \text{grad} p^{(0)} - \text{grad} p^{(1)} = 0. \quad (3.43)$$

En coordonnées polaires et en prenant en compte le fait que la déformation non linéaire sous-jacente est indépendante de θ , l'équation (3.43) s'écrit, sous forme scalaire (Haughton et Ogden 1979a;b, Zhu *et al.* 2008) :

$$\begin{aligned} p_r = & \left(r \frac{\partial \mathcal{L}_{\theta\theta rr}}{\partial r} - \mathcal{L}_{\theta\theta\theta\theta} \right) \frac{u + v_\theta}{r^2} + \mathcal{L}_{\theta r \theta r} \frac{u_{\theta\theta} - v_\theta}{r^2} \\ & + \mathcal{L}_{rrrr} u_{rr} + \left(r \frac{\partial \mathcal{L}_{rrrr}}{\partial r} + r \frac{\partial p^{(0)}}{\partial r} + \mathcal{L}_{rrrr} \right) \frac{u_r}{r}, \end{aligned} \quad (3.44)$$

$$\begin{aligned} p_\theta = & \left(r \frac{\partial \mathcal{L}_{r\theta r\theta}}{\partial r} + \mathcal{L}_{r\theta r\theta} \right) v_r + \mathcal{L}_{\theta\theta\theta\theta} \frac{u_\theta + v_{\theta\theta}}{r} + \left(\frac{\mathcal{L}_{\theta r \theta r}}{r} + \frac{\partial p^{(0)}}{\partial r} \right) (u_\theta - v) \\ & + r \mathcal{L}_{r\theta r\theta} v_{rr}. \end{aligned} \quad (3.45)$$

Le lecteur notera que l'on a volontairement omis l'exposant ⁽¹⁾ pour la pression et les déplacements incrémentaux pour ne pas trop alourdir les notations. On garde juste l'exposant ⁽⁰⁾ pour indiquer les quantités se référant à l'état de base. En l'absence de croissance, le module élastique instantané est défini par la relation :

$$\mathcal{L} : \mathbf{F}^{(1)} = \mathbf{F}^{(0)} \cdot \frac{\partial^2 \mathcal{W}_I}{\partial \mathbf{F} \partial \mathbf{F}} \Big|_{\mathbf{F}^{(0)}} \mathbf{F}^{(1)} \mathbf{F}^{(0)}. \quad (3.46)$$

Puisque le disque est un matériau isotrope, les seules composantes non nulles du tenseur élastique \mathcal{L} sur les axes principaux du système sont :

$$\begin{aligned}\mathcal{L}_{iiij} &= \mathcal{L}_{jjii} = \lambda_i \lambda_j \frac{\partial^2 \mathcal{W}}{\partial \lambda_i \partial \lambda_j}, \\ \mathcal{L}_{ijij} &= \begin{cases} \frac{\lambda_i^2}{\lambda_i^2 - \lambda_j^2} \left(\lambda_i \frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \lambda_i} - \lambda_j \frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \lambda_j} \right), & \text{if } \lambda_i \neq \lambda_j, \quad i \neq j, \\ \frac{1}{2} \left(\mathcal{L}_{iiii} - \mathcal{L}_{iiij} + \lambda_i \frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \lambda_i} \right), & \text{if } \lambda_i = \lambda_j, \quad i \neq j, \end{cases} \\ \mathcal{L}_{ijji} &= \mathcal{L}_{jiij} = \mathcal{L}_{ijij} - \lambda_i \frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \lambda_i}, \quad i \neq j,\end{aligned}\tag{3.47}$$

où les λ_i sont les racines carrées des valeurs propres du tenseur $\mathbf{F}^T \mathbf{F}$. Dans l'inclusion centrale, on a $\lambda_{Ir} = \lambda_{I\theta} = 1$ et par conséquent les composantes non nulles du tenseur \mathcal{L} sont :

$$\mathcal{L}_{rrrr} = \mathcal{L}_{\theta\theta\theta\theta} = \mathcal{L}_{\theta r \theta r} = \mathcal{L}_{r \theta r \theta} = \mu_I.\tag{3.48}$$

Finalement, les équations d'équilibre se réduisent à :

$$\frac{r^2}{\mu_I} \frac{\partial p}{\partial r} = r^2 \frac{\partial^2 u}{\partial r^2} + r \frac{\partial u}{\partial r} - u + \frac{\partial^2 u}{\partial \theta^2} - 2 \frac{\partial v}{\partial \theta},\tag{3.49}$$

$$\frac{r}{\mu_I} \frac{\partial p}{\partial \theta} = r^2 \frac{\partial^2 v}{\partial r^2} + r \frac{\partial v}{\partial r} - v + \frac{\partial^2 v}{\partial \theta^2} + 2 \frac{\partial u}{\partial \theta}.\tag{3.50}$$

Ces équations sont bien les équations d'équilibre d'un milieu linéaire bidimensionnel homogène et isotrope. On cherche maintenant des solutions périodiques à ce système d'équation de la forme :

$$u(r, \theta) = u_I(r) \cos m\theta, \quad v(r, \theta) = v_I(r) \sin m\theta \quad \text{et} \quad p(r, \theta) = p_I(r) \cos m\theta.\tag{3.51}$$

En utilisant la relation d'incompressibilité (3.42), v_I peut être éliminé des équations d'équilibre. On résout ensuite l'équation (3.50) pour p_I en termes de u_I et on obtient :

$$p_I = \frac{\mu_I}{m^2 r} \{ (m^2 - 1) u_I + r (1 - m^2) u_I' + 4r^2 u_I'' + r^3 u_I''' \},\tag{3.52}$$

où une apostrophe désigne une dérivée par rapport à la variable r . On injecte maintenant cette solution dans (3.49) pour obtenir l'équation différentielle ordinaire du quatrième ordre :

$$r^4 u_I'''' + 6r^3 u_I''' + (5 - 2m^2) r^2 u_I'' - (2m^2 + 1) r u_I' + (m^2 - 1)^2 u_I = 0.\tag{3.53}$$

Sous la condition que les quantités physiques doivent rester bornées en $r = 0$, la solution de cette équation est :

$$u_I(r) = C_5 r^{(1+m)} + C_6 r^{(m-1)} \quad m \geq 2,\tag{3.54}$$

où les constantes C_5 et C_6 seront déterminées ultérieurement.

Equations d'équilibre pour l'anneau Maintenant on va établir les équations d'équilibre pour l'anneau en croissance. Puisque la déformation sous-jacente est inhomogène, on s'attend à des équations d'équilibre plus complexes, correspondant à un milieu linéaire mais inhomogène et anisotrope. Dans l'anneau, on a $\mathbf{A} \neq \mathbf{G}$ et la relation pour le tenseur des modules élastiques instantanées devient :

$$\mathcal{L} : \mathbf{F}^{(1)} = \mathbf{A}^{(0)} \cdot \left. \frac{\partial^2 \mathcal{W}_{II}}{\partial \mathbf{A} \partial \mathbf{A}} \right|_{\mathbf{A}^{(0)}} \mathbf{F}^{(1)} \mathbf{A}^{(0)}. \quad (3.55)$$

Cela implique que les seules composantes non nulles du tenseur \mathcal{L} sont données par la formule (3.47) avec la différence que les λ_i sont maintenant les racines carrées des valeurs propres du tenseur $\mathbf{A}^T \mathbf{A}$. On en déduit donc :

$$\mathcal{L}_{rrrr} = \mathcal{L}_{r\theta r\theta} = \mu_{II} \lambda_{II}^2 = \mu_{II} \left(1 + \frac{\gamma^2 - 1}{r^2} \right) \quad \text{et} \quad \mathcal{L}_{\theta\theta\theta\theta} = \mathcal{L}_{\theta r \theta r} = \frac{\mu_{II}}{\lambda_{II}^2}. \quad (3.56)$$

A partir de (3.44)-(3.45), on en déduit les équations d'équilibre :

$$\frac{r^2}{\mu_{II}} \frac{\partial p}{\partial r} = r^2 \lambda_{II}^2 \frac{\partial^2 u}{\partial r^2} + r \left(r \frac{\partial \lambda_{II}^2}{\partial r} + \frac{1}{2\mu_{II}} \frac{\partial p^{(0)}}{\partial r} + \lambda_{II}^2 \right) \frac{\partial u}{\partial r} - \frac{u}{\lambda_{II}^2} + \frac{1}{\lambda_{II}^2} \frac{\partial^2 u}{\partial \theta^2} - \frac{2}{\lambda_{II}^2} \frac{\partial v}{\partial \theta}, \quad (3.57)$$

$$\begin{aligned} \frac{r}{\mu_{II}} \frac{\partial p}{\partial \theta} &= r^2 \lambda_{II}^2 \frac{\partial^2 v}{\partial r^2} + r \left(r \frac{\partial \lambda_{II}^2}{\partial r} + \lambda_{II}^2 \right) \frac{\partial v}{\partial r} - \left(\frac{1}{\lambda_{II}^2} + r \frac{\partial p^{(0)}}{\partial r} \right) v + \frac{1}{\lambda_{II}^2} \frac{\partial^2 v}{\partial \theta^2} \\ &\quad + \left(\frac{2}{\lambda_{II}^2} + r \frac{\partial p^{(0)}}{\partial r} \right) \frac{\partial u}{\partial \theta}. \end{aligned} \quad (3.58)$$

Comme précédemment, on cherche des solutions périodiques de la forme :

$$u(r, \theta) = u_{II}(r) \cos m\theta, \quad v(r, \theta) = v_{II}(r) \sin m\theta \quad \text{et} \quad p(r, \theta) = p_{II}(r) \cos m\theta. \quad (3.59)$$

En suivant le même raisonnement que précédemment, on commence par éliminer la fonction v_{II} à l'aide de la relation d'incompressibilité (3.42). Dans un second temps, on résout l'équation (3.58) pour p_{II} :

$$\begin{aligned} p_{II} &= \frac{\mu_{II}}{m^2 r} \left\{ (m^2 - 1) (r \lambda_{II}^2)' u_{II} + r \left((r \lambda_{II}^2)' - m^2 \right) u_{II}' \right. \\ &\quad \left. + r^2 \left((r \lambda_{II}^2)' + 3 \lambda_{II}^2 \right) u_{II}'' + r^3 \lambda_{II}^2 u_{II}''' \right\}. \end{aligned} \quad (3.60)$$

En combinant ce résultat avec l'équation (3.57) on trouve l'équation suivante pour u_{II} :

$$\begin{aligned} &r^4 \lambda_{II}^2 u_{II}'''' + 2r^3 \left((r \lambda_{II}^2)' + 2 \lambda_{II}^2 \right) u_{II}''' + r^2 \left(r (r \lambda_{II}^2)'' + 5 (r \lambda_{II}^2)' - m^2 \left(\frac{1 + \lambda_{II}^4}{\lambda_{II}^2} \right) \right) u_{II}'' \\ &+ r \left(r (r (\lambda_{II}^2)')' - \lambda_{II}^2 - \frac{m^2}{\lambda_{II}^4} \left(2 \lambda_{II}^2 - r (\lambda_{II}^2)' \right) \right) u_{II}' + \frac{(m^2 - 1)}{\lambda_{II}^2} \left(m^2 - \lambda_{II}^4 + r \lambda_{II}^2 (r (\lambda_{II}^2)')' \right) u_{II} = 0. \end{aligned} \quad (3.61)$$

On se tourne maintenant vers la formulation des conditions aux limites. Une comparaison des formules (1.31) et (3.20) indique que la condition à la frontière libre est donnée par la formule (1.53), dans laquelle on remplace la pression P par la quantité σk , i.e :

$$(\mathbf{S}_0^{(1)})^\top \vec{n} = \sigma k^{(0)} (\mathbf{F}^{(1)})^\top \vec{n} - \sigma k^{(1)} \vec{n} \quad (3.62)$$

Cela implique, en $r = b$:

$$\left. \begin{aligned} 2\mu_{II}\lambda_{II}^2 u'_{II} - p_{II} + \frac{\sigma}{b^2} (m^2 - 1) u_{II} &= 0 \\ \frac{\mu_{II}\lambda_{II}^2}{mb} (bu'_{II} + b^2 u''_{II} + (m^2 - 1) u_{II}) &= 0 \end{aligned} \right\} \text{ en } r = b. \quad (3.63)$$

A la frontière entre les corps I et II , la continuité des déplacements et des contraintes normales doit être maintenue et donc, en $r = 1$:

$$\left. \begin{aligned} u_{II} &= u_I \\ u'_{II} &= u'_I \\ 2\mu_{II}\lambda_{II}^2 u'_{II} - p_{II} &= 2\mu_I u'_I - p_I \\ \mu_{II}\lambda_{II}^2 (u'_{II} + u''_{II} + (m^2 - 1) u_{II}) &= \mu_I (u'_I + u''_I + (m^2 - 1) u_I) \end{aligned} \right\} \text{ en } r = 1. \quad (3.64)$$

Afin d'obtenir les équations précédentes, on a fait usage de la relation d'incompressibilité ainsi que des conditions aux limites à l'ordre 0. Afin de résoudre le problème, on doit tout d'abord résoudre numériquement l'équation (3.61) avec un jeu simple de conditions aux limites indépendantes. On en déduit :

$$u_{II} = C_1 f_1 + C_2 f_2 + C_3 f_3 + C_4 f_4. \quad (3.65)$$

En utilisant cette expression et la solution (3.54) pour le disque interne, on a donc six constantes inconnues :

$$\vec{C} = \{C_1, C_2, C_3, C_4, C_5, C_6\}. \quad (3.66)$$

Les conditions aux limites (3.63)-(3.64) consistent en six équations linéaires pour ces constantes. On peut donc formellement écrire ce système d'équations sous la forme matricielle suivante :

$$\mathbf{M}_g \left(m, B, \frac{\mu_I}{\mu_{II}}, \gamma, \frac{\sigma}{\mu_{II}} \right) \cdot \vec{C} = \vec{0}. \quad (3.67)$$

Cette équation admet des solutions non triviales pour \vec{C} lorsque le déterminant de la matrice \mathbf{M}_g s'annule. Pour finir, introduisons la fonction \mathcal{G} :

$$\mathcal{G} \left(m, B, \frac{\mu_I}{\mu_{II}}, \gamma, \frac{\sigma}{\mu_{II}} \right) = \det \mathbf{M}_g \left(m, B, \frac{\mu_I}{\mu_{II}}, \gamma, \frac{\sigma}{\mu_{II}} \right) \quad (3.68)$$

La résolution du problème est donc ramenée à l'étude de l'équation $\mathcal{G} = 0$. Cette équation définit les hypersurfaces dans l'espace des paramètres $(m, \gamma, B, \mu_I/\mu_{II}, \sigma/\mu_{II})$ pour lesquelles une solution autre que la solution axisymétrique existe.

3.3.3 Résultats et discussion

Par souci de cohérence avec des travaux expérimentaux antérieurs, ainsi qu'avec le travail expérimental qui sera présenté dans le quatrième chapitre de ce mémoire, il est plus commode d'utiliser la variation d'épaisseur $h = b - 1$ comme paramètre de contrôle de la croissance plutôt que la racine carré de la variation de volume γ . C'est en effet une quantité facilement accessible expérimentalement (Trujillo *et al.* 2008). De même, plutôt que d'utiliser le rapport d'aspect B comme paramètre d'ordre géométrique, on va utiliser l'épaisseur initiale H . Dans un premier temps, on va fixer le rapport élastique $\mu_I/\mu_{II} = 1$ ainsi que la tension de surface $\sigma/\mu_{II} = 10^{-4}$ (rappelons que l'unité de longueur est le rayon A du disque interne). La figure 3.18 indique la valeur seuil h/H en fonction de l'épaisseur initiale H pour laquelle la solution axisymétrique perd son unicité, pour différents modes m . Pour l'ensemble des calculs numériques présentés dans la suite, on a utilisé les fonctionnalités du logiciel Mathematica.

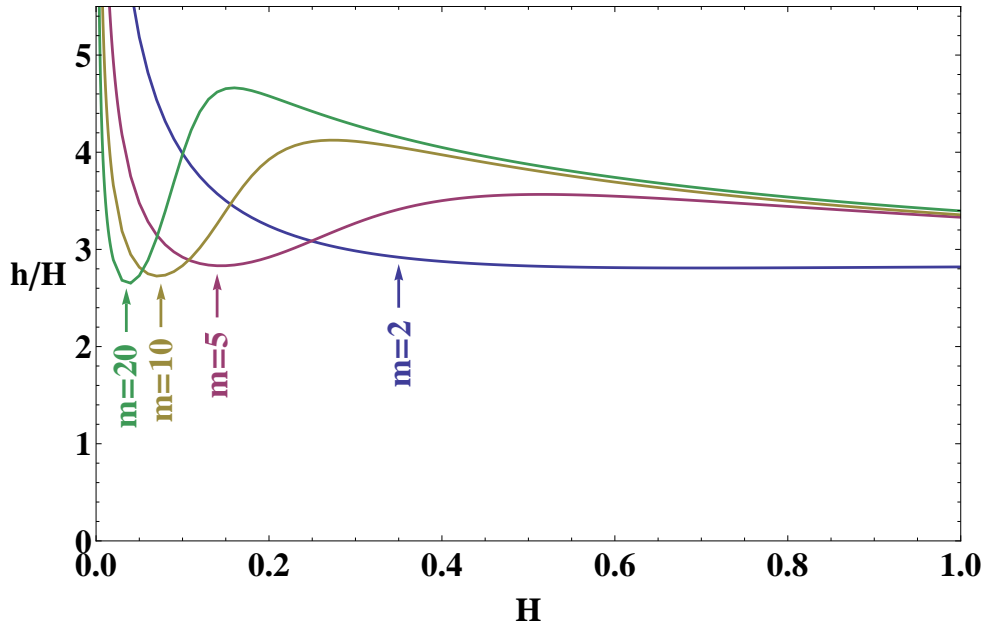


FIGURE 3.18 – Courbes de stabilité marginale pour les valeurs suivantes de $m = 2, 5, 10, 20$. Le rapport élastique est $\mu_I/\mu_{II} = 1$ et la tension de surface $\sigma/\mu_{II} = 10^{-4}$. Avec ces paramètres et pour la gamme de nombres d'onde représentée ici, l'épaisseur h doit atteindre au moins 2.5 fois la valeur initiale H pour devenir instable.

Comme on pouvait s'y attendre pour des anneaux de plus en plus fins ($H \rightarrow 0$), le nombre d'onde m qui caractérise le premier mode sélectionné augmente tandis que le seuil à atteindre pour devenir instable diminue. Cela correspond à l'intuition physique qu'un objet mince est plus facile à fléchir qu'un objet épais. Le mode $m = 0$ correspond seulement à une dilatation et ne présente pas d'intérêt physique tandis que le mode $m = 1$ fait apparaître une singularité dans le champ de déplacement (voir formule (3.54)) et par conséquent n'est pas pris en compte. L'étape suivante dans l'analyse du problème est l'identification du premier mode instable en fonction du rapport d'élasticité μ_I/μ_{II} . On a représenté sur la figure 3.19 l'aspect des premiers modes instables pour quelques valeurs du rapport d'aspect et du rapport élastique.

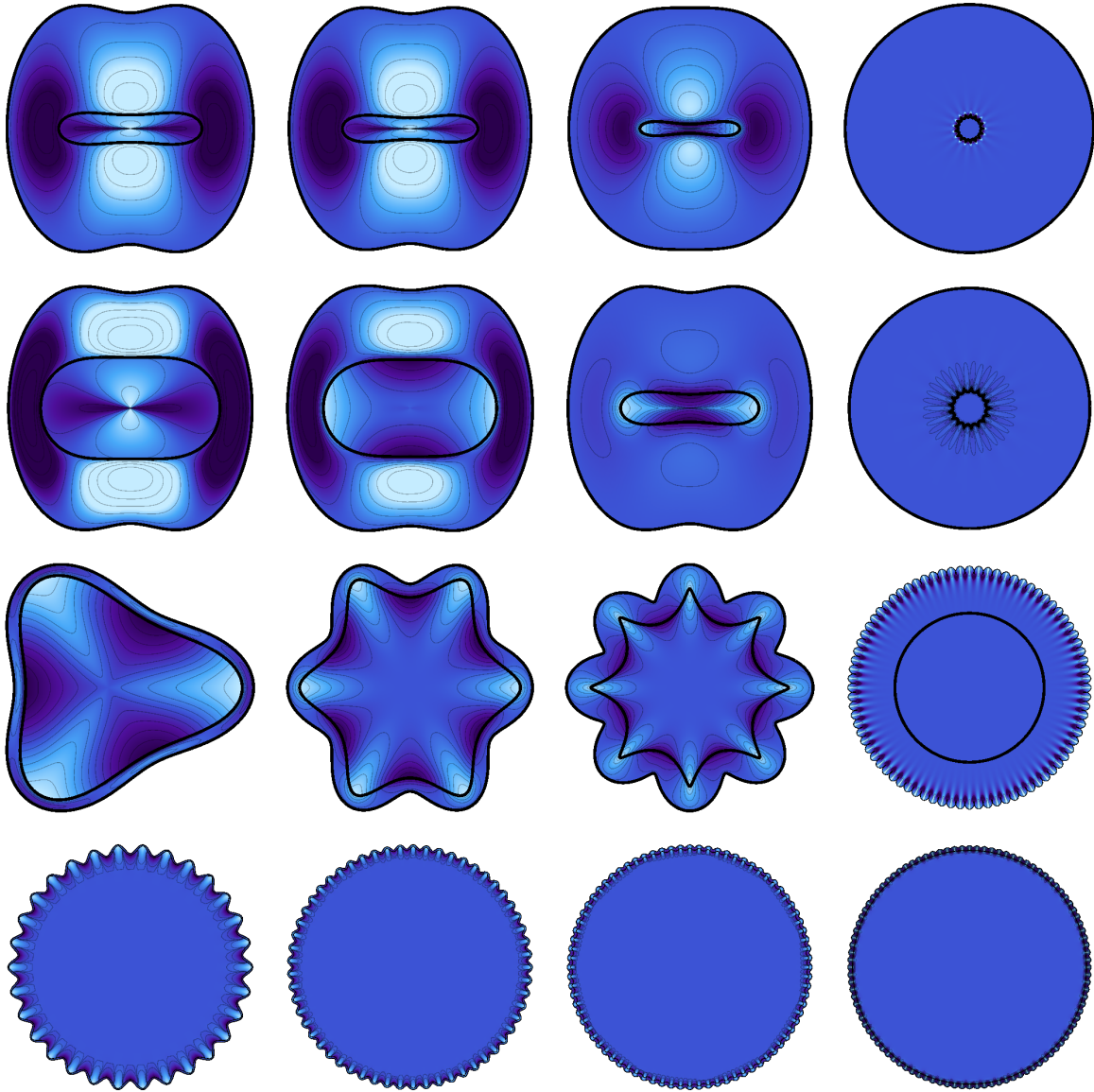


FIGURE 3.19 – Représentation des modes instables pour diverses valeurs des paramètres physiques. Les lignes correspondent respectivement à différentes valeurs du rapport d'aspect. De haut en bas, on a choisi $H = 1, 0.5, 10^{-1}, 10^{-2}$. A chaque colonne correspond une valeur du paramètre élastique $\mu_I / \mu_{II} = 10^{-2}, 10^{-1}, 1, 10$. Les amplitudes sont arbitraires. On observe essentiellement l'existence de trois régimes que l'on détaille dans le texte.

On va tracer maintenant les courbes de stabilité marginales pour plusieurs valeurs de H , en fixant toujours la tension de surface (adimensionnée) $\sigma / \mu_{II} = 10^{-4}$. Il est utile, pour caractériser les modes sélectionnés, d'utiliser la longueur d'onde λ plutôt que le nombre d'onde m . Cela permet une comparaison plus directe avec les cas limites connus. A la différence du cas plan, on a plusieurs choix possibles pour la définition de la longueur d'onde qui peut être

définie à la frontière interne ($r = 1$) ou externe du système ($r = b$). Afin d'éviter la distorsion géométrique induite par la dilatation de l'anneau, on va utiliser ici la longueur d'onde intérieure $\lambda = 2\pi/m$. On trace donc la quantité λ/H en fonction de μ_I/μ_{II} dans la figure 3.20 suivante. Pour améliorer la lisibilité des courbes, on considère λ comme un paramètre continu dans l'intervalle $]0, \infty[$.

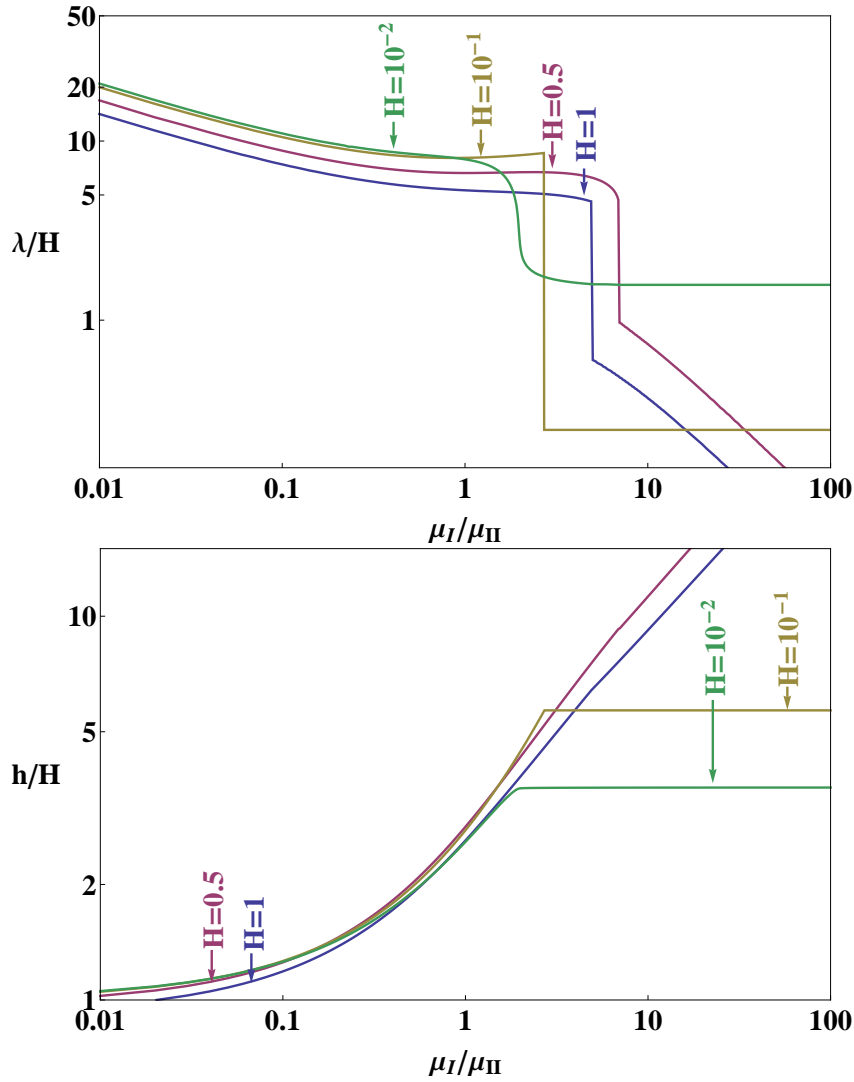


FIGURE 3.20 – Longueur d'onde sélectionnée (en haut) et seuil correspondant (en bas), en fonction du rapport élastique μ_I/μ_{II} . La tension de surface est $\sigma/\mu_{II} = 10^{-4}$. On a tracé les courbes pour quatre valeurs différentes de l'épaisseur initiale $H = 10^{-2}, 10^{-1}, 0.5, 1$.

On voit clairement sur ces figures l'existence de plusieurs régimes distincts. On va commencer par discuter le cas des anneaux minces ($H \rightarrow 0$) qui s'interprète alternativement comme le cas plan.

3.3.3.1 Cas des anneaux minces

Résultats numériques et analytiques L'intérêt physique de ce cas limite a été mentionné précédemment à plusieurs reprises. D'un point de vue théorique, ce cas est également intéressant car une analyse asymptotique peut être effectuée, fournissant une solution analytique au problème plan. Les courbes illustrant la longueur d'onde et le seuil sélectionnés pour $H = 10^{-2}$ sont tracées dans la figure 3.21, avec les résultats de l'analyse asymptotique (présentée plus bas).

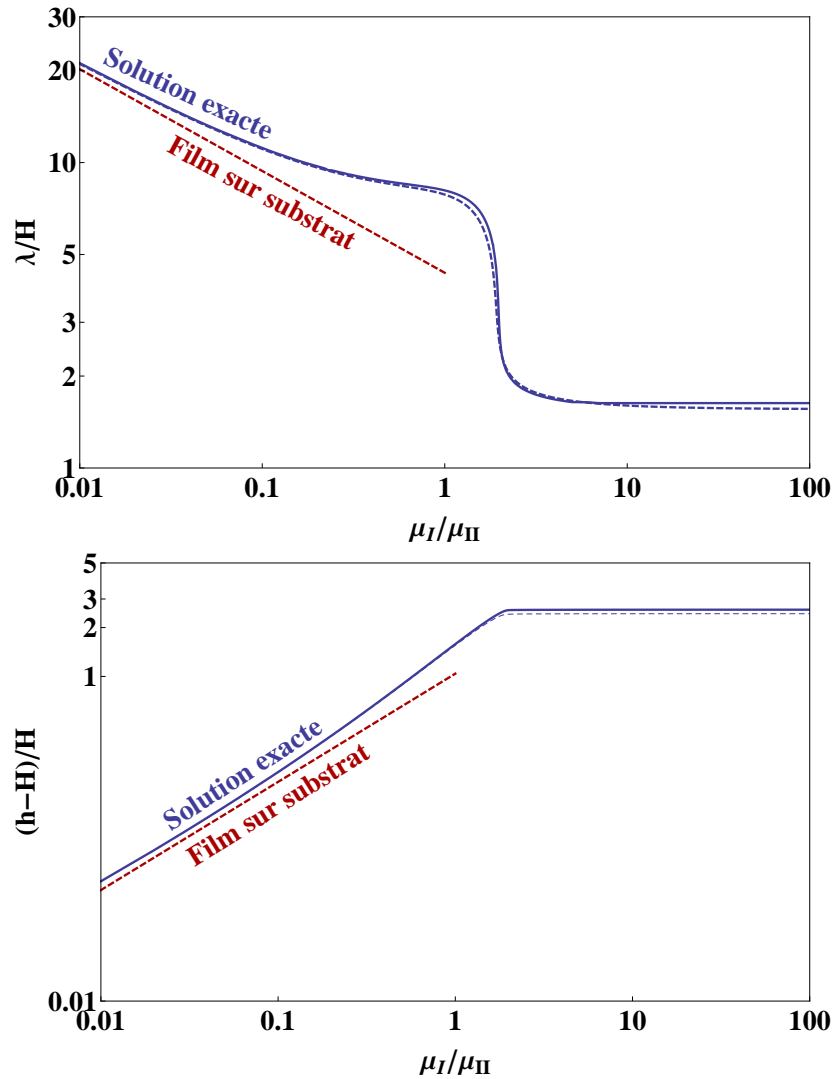


FIGURE 3.21 – Longueur d'onde sélectionnée (en haut) et seuil correspondant (en bas), en fonction du rapport élastique μ_I/μ_{II} , dans la limite des anneaux minces. La tension de surface est $\sigma/\mu_{II} = 10^{-4}$. La courbe bleue en trait plein correspond à $H = 10^{-2}$. La courbe bleue en pointillés correspond au résultat analytique pour $H \rightarrow 0$. La courbe rouge en pointillés donne le résultat du modèle film sur substrat, voir formule (3.69).

Ces deux courbes sont très proches et valident le calcul numérique. Quand $H \rightarrow 0$, la quantité λ/H tend vers une valeur finie, ce qui identifie la quantité H comme la longueur d'onde pertinente caractérisant la longueur d'onde λ . Lorsque le disque interne est mou ($\mu_I/\mu_{II} \ll 1$), une instabilité caractérisée par une grande longueur d'onde ($\lambda/H \gg 1$) apparaît, c'est une instabilité de flambage. La longueur d'onde sélectionnée résulte d'une compétition entre l'élasticité de l'anneau qui favorise de grandes longueurs d'onde et l'élasticité du disque qui tend à diminuer cette longueur d'onde. La courbe indique qu'il existe une loi de puissance reliant la longueur d'onde et le rapport élastique. Dans la limite où $H \rightarrow 0$ et au premier ordre en μ_I/μ_{II} , on trouve les relations :

$$\text{Pour } \frac{\mu_I}{\mu_{II}} \ll 1, \quad \frac{\lambda}{H} = \frac{2\pi}{3^{1/3}} \left(\frac{\mu_I}{\mu_{II}} \right)^{-\frac{1}{3}} \quad \text{et} \quad \frac{h_{\text{seuil}}}{H} = 1 + \frac{3^{2/3}}{2} \left(\frac{\mu_I}{\mu_{II}} \right)^{\frac{2}{3}}. \quad (3.69)$$

Ici on retrouve exactement la formule classique donnée par le modèle de film mince de type Föppl-von Kármán accolé à un demi-espace linéaire mou (Allen 1969). On a également tracé dans la figure 3.22 l'écart relatif entre la solution exacte et la solution approchée.

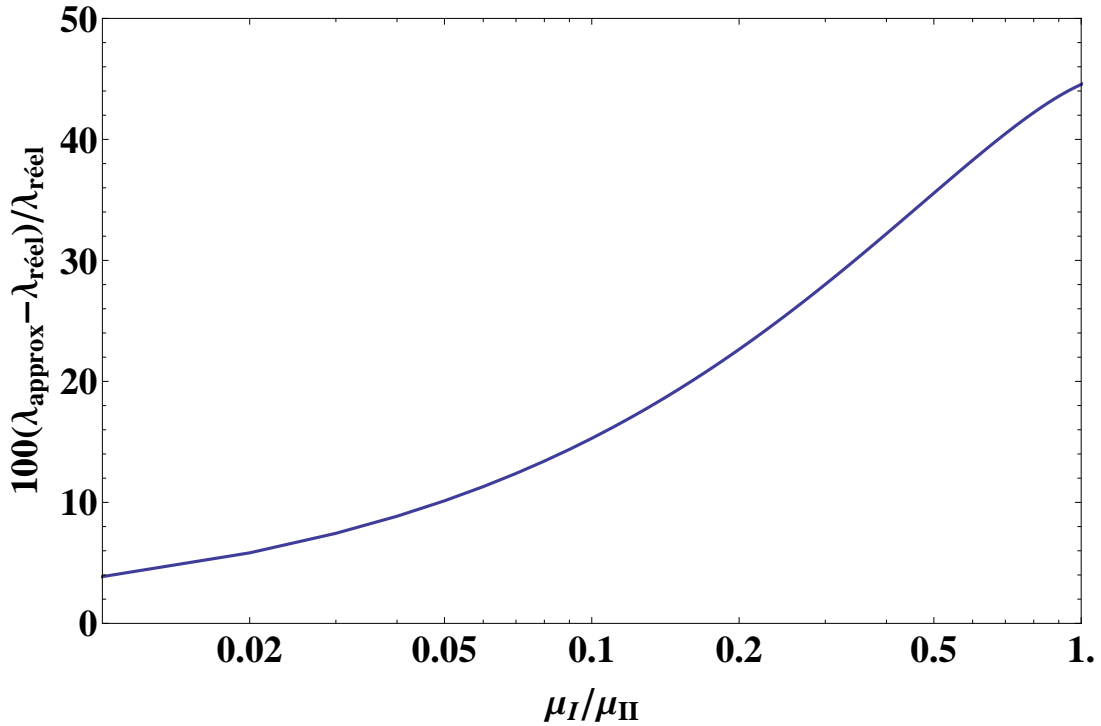


FIGURE 3.22 – Estimation du domaine de validité du modèle film sur substrat. On a tracé l'écart relatif entre les longueurs d'onde données par le calcul exact et l'approximation film sur substrat, en pourcentage.

On possède d'ores et déjà la réponse à une des questions qui a motivé ce calcul. Pour des valeurs de μ_I/μ_{II} inférieures à 0.1, le modèle film/substrat commet une erreur notable, inférieure 15 % ; lorsque ce ratio est compris entre 0.1 et 1, les deux modèles s'écartent sub-

stantiellement et l'écart relatif passe de 15 % à 50 %. Lorsque la rigidité du disque interne est du même ordre que la rigidité de l'anneau externe, on observe une transition et le système bifurque vers une instabilité caractérisée par une petite longueur d'onde ($\lambda/H \sim 1$). A partir de cette valeur, il n'y a plus aucun rapport entre les deux modèles et l'écart relatif n'a plus de sens. En effet, en augmentant la rigidité du substrat, la longueur d'onde diminue et l'épaisseur au seuil augmente. Lorsque la longueur d'onde (et donc de pénétration) devient plus petite que l'épaisseur courante de l'anneau, le disque et l'anneau se découplent. Sur la base de cette interprétation, on peut utiliser la loi d'échelle (3.69) pour estimer la valeur de la transition en résolvant l'équation $\lambda = h_{seuil}$. Cette relation entraîne $\mu_I/\mu_{II} \sim 2.8$. Cette valeur est très proche de la valeur donnée par le calcul numérique de $\mu_I/\mu_{II} \sim 2$. D'autre part, cette interprétation implique que la longueur d'onde de l'instabilité devienne indépendante du rapport μ_I/μ_{II} une fois les deux corps découplés. Le plateau observé dans la figure 3.21 confirme ce phénomène de condensation de la déformation à la périphérie du système. Si la longueur d'onde n'est plus fixée par la compétition élastique entre l'anneau et le disque, cela signifie que la sélection de la longueur d'onde résulte d'une compétition entre l'énergie élastique de l'anneau et la tension de surface qui pénalise les petites longueurs d'onde. En effet, en l'absence de tension de surface, les calculs numériques et analytiques montrent que la longueur d'onde s'effondre et tend vers 0 (alors que le seuil d'instabilité garde une valeur finie). Une autre confirmation de ce phénomène de condensation est donnée par le tracé des amplitudes relatives du champ de déplacement (puisque la valeur absolue n'est pas donnée par l'analyse de stabilité linéaire). La figure 3.23 présente les rapports d'amplitudes $u_{II}(1)/u_{II}(b)$, $v_{II}(1)/v_{II}(b)$, $v_{II}(b)/u_{II}(b)$ et $v_{II}(1)/u_{II}(1)$ en fonction du rapport élastique μ_I/μ_{II} .

Dans la région des paramètres où $\mu_I/\mu_{II} \lesssim 0.1$ (dans le régime de grande longueur d'onde ou flambage), le rapport $u_{II}(1)/u_{II}(b)$ des amplitudes à l'interface interne et à la périphérie est d'ordre 1. Cela indique que les deux interfaces restent relativement parallèles après la déformation. Lorsque le système entre dans le régime de courte longueur d'onde, ce ratio tend vers 0 et cela est la signature du processus de localisation. Dans ce cas, l'interface interne reste circulaire tandis qu'une oscillation périodique se développe à la périphérie du système. Une deuxième question importante concerne la forme de la perturbation et en particulier son degré d'asymétrie. Cette information peut être extraite de la courbe jaune sur la figure 3.23, qui représente le rapport $v_{II}(b)/u_{II}(b)$. Lorsque le ratio μ_I/μ_{II} tend vers 0, ce rapport tend également vers 0. Cela signifie que l'interface extérieure (et, en vertu de la remarque précédente, également l'interface intérieure) possède une forme approximativement sinusoïdale, dont l'équation paramétrique (cartésienne) est donnée par :

$$x(\theta) = (b + \epsilon u_{II}(b) \cos(m\theta)) \cos(\theta), \quad y(\theta) = (b + \epsilon u_{II}(b) \cos(m\theta)) \sin(\theta). \quad (3.70)$$

Notons que même dans le cas où $\mu_I/\mu_{II} \sim 10^{-2}$, la quantité $v_{II}(b)/u_{II}(b)$ est à peu près égale à 0.2. Cela signifie que l'approximation sinusoïdale (qui découle de l'hypothèse $u \ll v$ du modèle de Föppl-von Kármán) n'est valide que pour des substrats extrêmement mous $\mu_I/\mu_{II} \ll 10^{-2}$. Cela pourrait expliquer les degrés assez importants d'asymétrie rapportés par des travaux expérimentaux (Sultan et Boudaoud 2008) mais on se penchera plus sur l'aspect expérimental dans le quatrième chapitre de ce travail. Maintenant, dans le mode condensé

(petite longueur d'onde), la figure 3.23 nous indique que les déplacements radial et orthoradial sont du même ordre, i.e $v_{\Pi}(b) \sim u_{\Pi}(b)$. L'interface interne restant circulaire, cela signifie que la frontière libre a approximativement la forme d'une *épitrochoïde*, dont l'équation paramétrique cartésienne est :

$$x(\theta) = b \cos(\theta) + \epsilon u_{\Pi}(b) \cos((m+1)\theta), \quad y(\theta) = b \sin(\theta) + \epsilon u_{\Pi}(b) \sin((m+1)\theta). \quad (3.71)$$

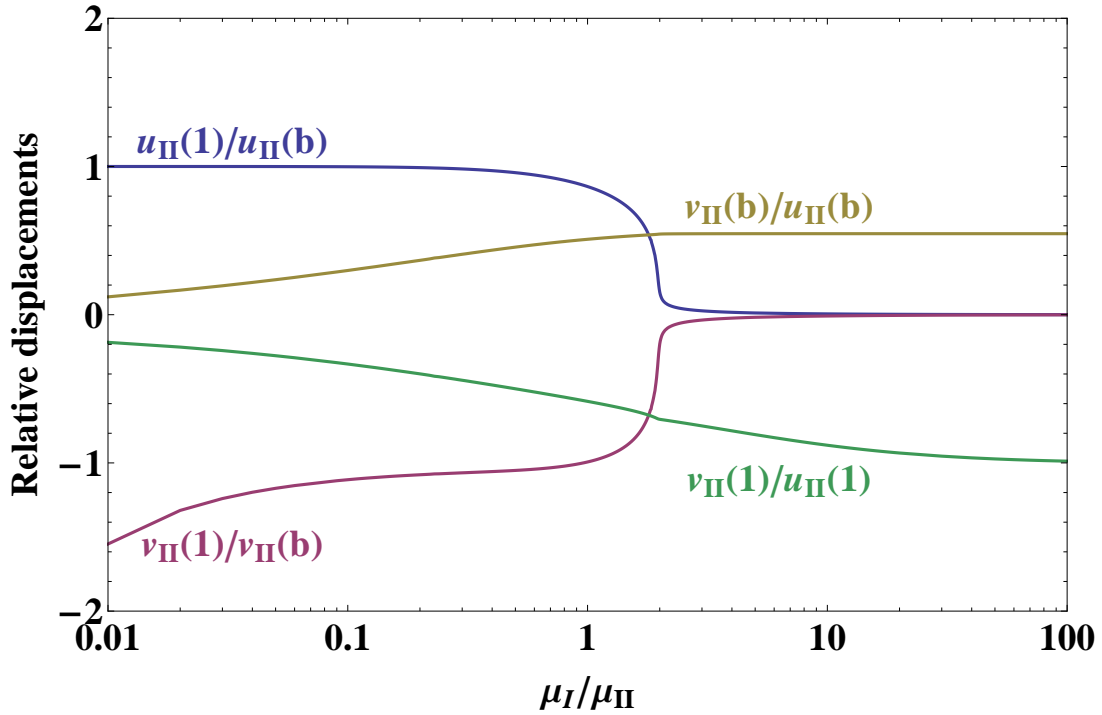


FIGURE 3.23 – Amplitudes relatives $u_{\Pi}(1)/u_{\Pi}(b)$, $v_{\Pi}(1)/v_{\Pi}(b)$, $v_{\Pi}(b)/u_{\Pi}(b)$ et $v_{\Pi}(1)/u_{\Pi}(1)$ en fonction du rapport élastique μ_I/μ_{Π} . La tension de surface est $\sigma = 10^{-4}$ et l'épaisseur initiale H est égale à 10^{-2} . Le processus de condensation de l'instabilité à la frontière libre du système est observé sur les courbes $u_{\Pi}(1)/u_{\Pi}(b)$ et $v_{\Pi}(1)/v_{\Pi}(b)$ tandis que les ratios $v_{\Pi}(b)/u_{\Pi}(b)$ et $v_{\Pi}(1)/u_{\Pi}(1)$ donnent une indication de l'asymétrie de la déformation au seuil.

Ce dernier résultat, particulièrement singulier, mérite que l'on s'y arrête quelque temps. En effet, de nombreux travaux ont été consacrés à l'étude de la croissance d'une couche mince sur un substrat infiniment rigide, pour lequel on prédit l'émergence d'une instabilité de longueur d'onde nulle (Hwa et Kardar 1988, Sekimoto et Kawasaki 1988, Onuki 1989). Ce résultat est à rapprocher des travaux de Biot (1963) sur la compression d'un demi-espace qui conduisent à des conclusions similaires. Ce phénomène théorique qui prédit un effondrement de la longueur d'onde à un taux de compression fini est appelé *instabilité de surface* par Biot. Cette situation n'est néanmoins pas physique et on s'attend à ce que la physique à plus petite échelle vienne régulariser cette divergence, par exemple par les hétérogénéités à la surface

libre du système (Biot 1963). Le mécanisme physique de régularisation présenté dans notre calcul, la tension de surface, n'est en effet pas le seul processus envisageable. Ben Amar et Ciarletta (2010) ont par exemple montré que la présence d'une légère variation dans le processus de croissance à la surface libre était suffisante pour régulariser la sélection de la longueur d'onde. Le problème est en fait que, dans le cas où le substrat est rigide, le système ne possède qu'une seule longueur caractéristique, l'épaisseur H , qui par conséquent s'élimine des équations. L'introduction d'une autre longueur (via un gradient de croissance ou d'une tension de surface) permet d'éviter la divergence de la longueur d'onde. Si la seconde longueur est petite, on peut s'attendre à ce que la longueur d'onde soit de l'ordre de la longueur macroscopique H et qu'elle ne dépende que faiblement de la petite longueur régularisante. En effet, l'analyse de asymptotique nous apprend que :

$$\text{Pour } \frac{\mu_I}{\mu_{II}} \gg 1, \quad \frac{\lambda}{H} = 4\pi / \log \left[\frac{32.246}{d} \right] \quad \text{et} \quad \frac{h_{\text{seuil}}}{H} = 3.383 + 0.569d \log \left(\frac{32.246}{d} \right), \quad (3.72)$$

où on a défini la quantité $d = \frac{\sigma}{\mu_{II}H}$. Ce résultat a également été récemment obtenu par Ben Amar et Ciarletta (2010). L'analyse asymptotique dont sont issus les résultats analytiques de cette section est renvoyée à la fin de ce chapitre pour ne pas trop entraver la discussion des résultats. Maintenant que l'on a analysé la limite des anneaux minces, penchons-nous un peu sur le cas des anneaux épais ($H \sim 1$).

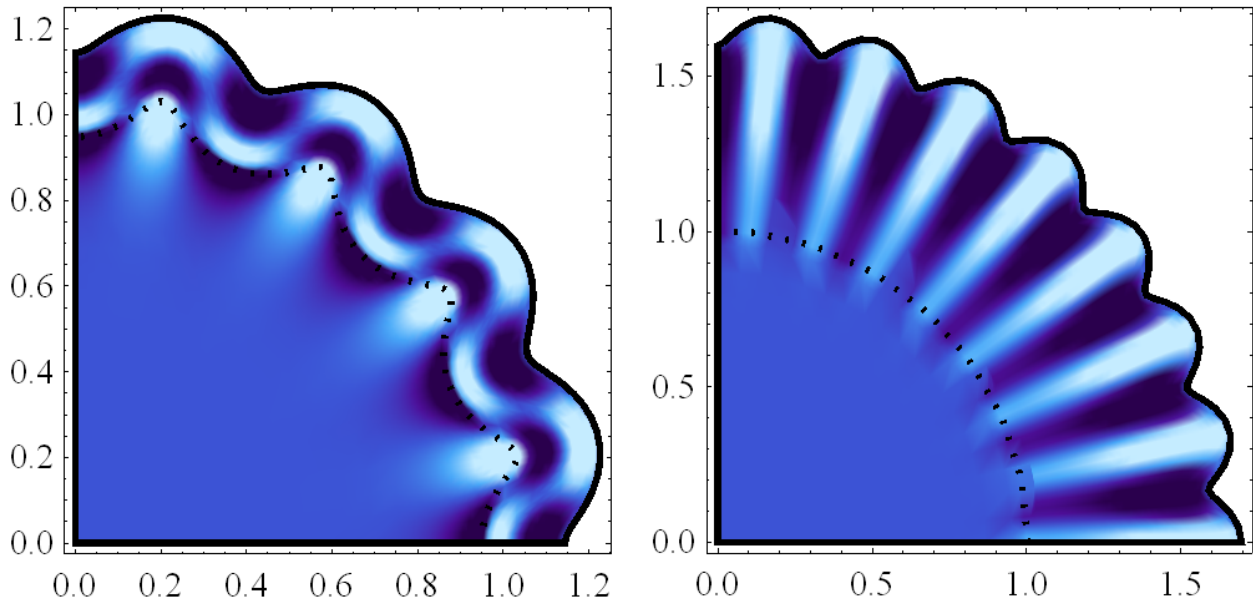


FIGURE 3.24 – Représentation des solutions typiques dans la limites des anneaux minces. La tension de surface est $\sigma/\mu_{II} = 10^{-4}$ et l'épaisseur initiale est $H = 0.1$. Gauche : flambage classique, le rapport élastique est $\mu_I/\mu_{II} = 0.2$. Droite : instabilité condensée, le rapport élastique est $\mu_I/\mu_{II} = 5$.

3.3.3.2 Cas des anneaux épais

La figure 3.25 regroupe les résultats pour les anneaux épais.

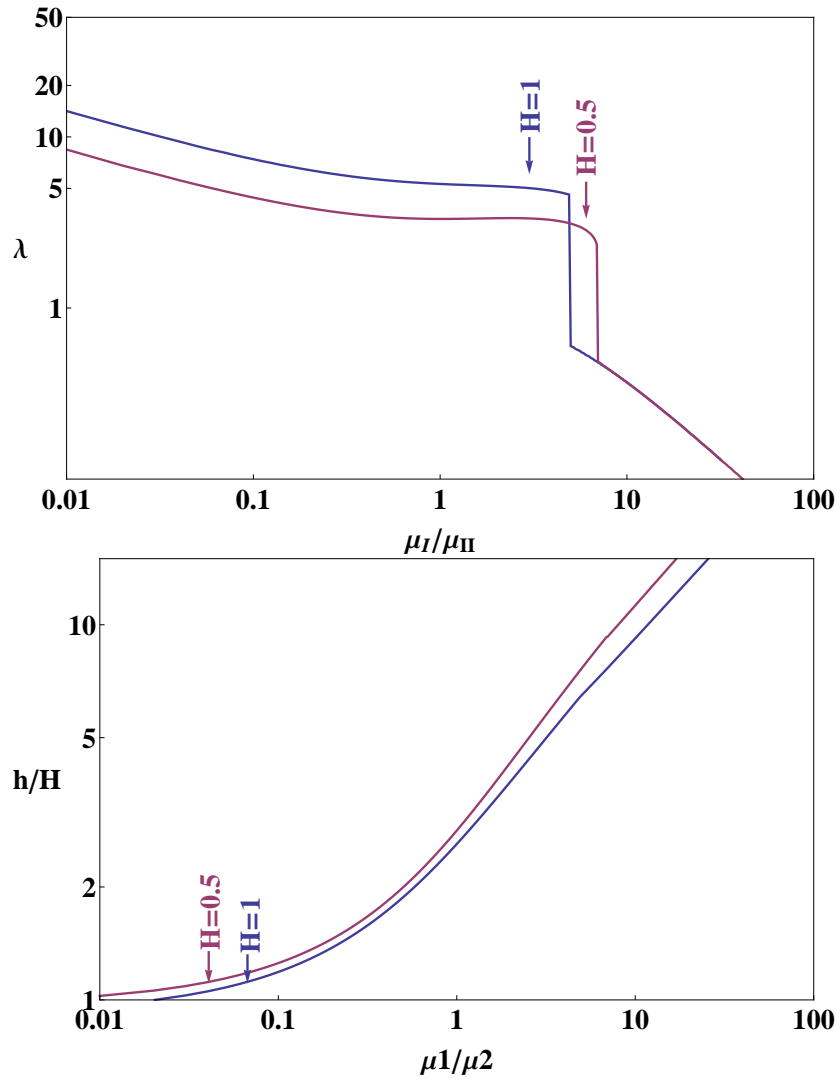


FIGURE 3.25 – Longueur d'onde sélectionnée (en haut) et seuil correspondant (en bas), en fonction du rapport élastique μ_I/μ_{II} , dans la limite des anneaux épais. La tension de surface est $\sigma/\mu_{II} = 10^{-4}$. Les courbes bleues correspondent à $H = 1$. Les courbes roses correspondent à $H = 0.5$.

Lorsqu'une variation de volume est prescrite, la compression près du cœur augmente plus rapidement que la compression à la périphérie. Dans le cas où le substrat est mou $\mu_I/\mu_{II} \ll 1$, le seuil d'instabilité est bas et la compression est relativement uniforme dans la direction radiale. Dans ce cas, on observe, comme dans le cas des anneaux minces, une instabilité de grande longueur d'onde. Il est important de noter que le nombre d'onde qui caractérise l'instabilité est au moins égal à 2. Cet effet, que nous n'avons pas inclus dans les courbes de

stabilité marginale pour les alléger (nous avons pris λ dans l'intervalle $]0, \infty[$ plutôt que $]0, \pi[$), est néanmoins illustré dans la figure 3.19 qui représente la structure des modes sélectionnés. Lorsque l'on augmente la rigidité du substrat, la région qui entoure le cœur rigide est soumise à une importante compression (orthoradiale) tandis que la périphérie reste peu comprimée. Par conséquent, on observe la localisation de l'instabilité à l'interface interne entre le disque et l'anneau, comme illustré sur la figure 3.26.

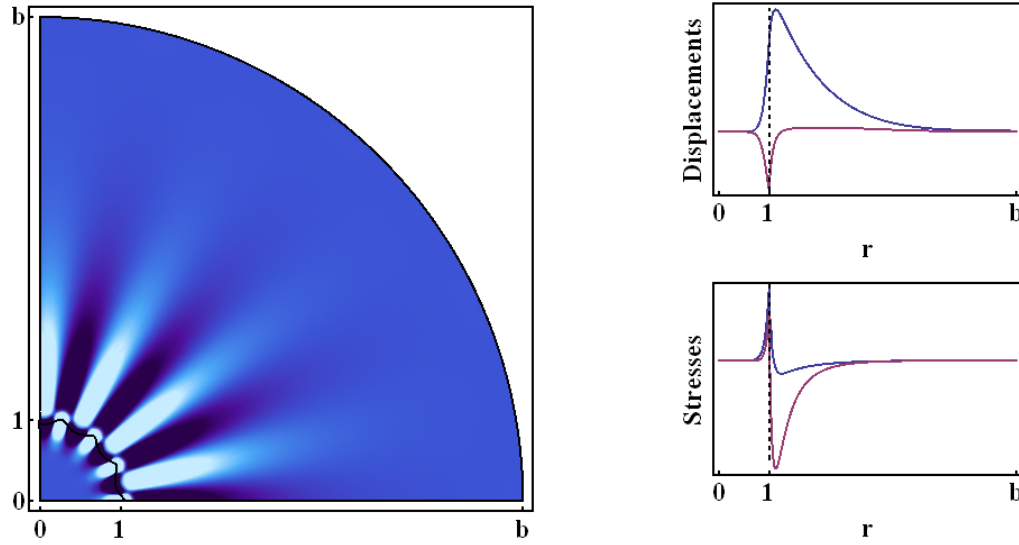


FIGURE 3.26 – Illustration du phénomène de condensation interne. L'épaisseur initial est $H = 0.5$, le rapport élastique $\mu_I / \mu_{II} = 8$ et la tension de surface est $\sigma / \mu_{II} = 10^{-4}$. La coloration est liée à l'amplitude de la tension radiale $\mathbf{S}_{0rr}^{(1)}$ induite par la perturbation. Sur la figure de droite en haut (respectivement en bas), les courbes bleues et rose donnent les composante radiale et orthoradiale du champ de déplacement (respectivement $\mathbf{S}_{0rr}^{(1)}$ et $\mathbf{S}_{0r\theta}^{(1)}$). Les amplitudes sont arbitraires.

D'autre part, la figure 3.25 indique que la longueur d'onde dans ce cas est indépendante de l'épaisseur de l'anneau H , ce qui indique que la longueur pertinente qui caractérise l'instabilité est le rayon du disque interne. En effet, on peut voir sur la courbe que l'épaisseur h au seuil est bien plus grande que le rayon du disque interne. On peut alors considérer le disque comme une inclusion dans une matrice infinie sous tension. Dans cette situation, la seule longueur disponible est le rayon du disque et celle-ci fixe donc la longueur d'onde de l'instabilité. Numériquement, une régression en loi de puissance donne pour ce régime :

$$\lambda \sim 7.8 \left(\frac{\mu_I}{\mu_{II}} \right)^{-0.98}. \quad (3.73)$$

Les résultats numériques dans ce régime étant toutefois limité à environ une décade (en raison du temps de calcul qui augmente de façon drastique pour les anneaux épais), cette approximation est à prendre avec précaution et n'est peut-être pas valable pour des rapports élastiques plus importants.

Cette situation rappelle quelque peu le phénomène de concentration des contraintes autour d'un trou dans une plaque infinie sous tension, une situation qui conduit à un flambage de la plaque autour du trou. En opposition avec l'instabilité de surface mentionnée précédemment, cette condensation interne ne semble diverger ($\lambda \rightarrow 0$) que pour une compression infinie ($h/H \rightarrow \infty$). Par conséquent, elle est physiquement acceptable.

A titre de digression, on peut faire en dernier lieu un parallèle entre le système que nous venons d'étudier, où les déformations sont contraintes dans un plan (*plane strain* en anglais) et les problèmes équivalents lorsque le système est mince mais autorisé à sortir du plan. Lorsqu'il n'est pas contraint, le système tend bien entendu à préférer un flambage hors du plan, bien moins coûteux énergétiquement. Néanmoins, si l'on étudie un problème similaire d'un anneau soumis à une traction centripète, on observe également deux situations qualitativement distinctes. Des expériences ont été menées par [Mora et Boudaoud \(2006\)](#) sur des anneaux d'hydrogels gonflants chimiquement accrochés à des disques rigides situés en leur centre. Dans ces travaux, les anneaux ont des largeurs plus petites ou de l'ordre du disque interne et flambent hors du plan lorsqu'il gonflent. Lorsque l'anneau devient infiniment large, des expériences menées par [Huang et al. \(2007\)](#) sur des films capillaires sur lesquels repose une goutte liquide montrent que le film flambe au voisinage de la zone de traction, c'est-à-dire près de la goutte. Des images illustrant ces deux expériences sont présentées sur la figure 3.27.

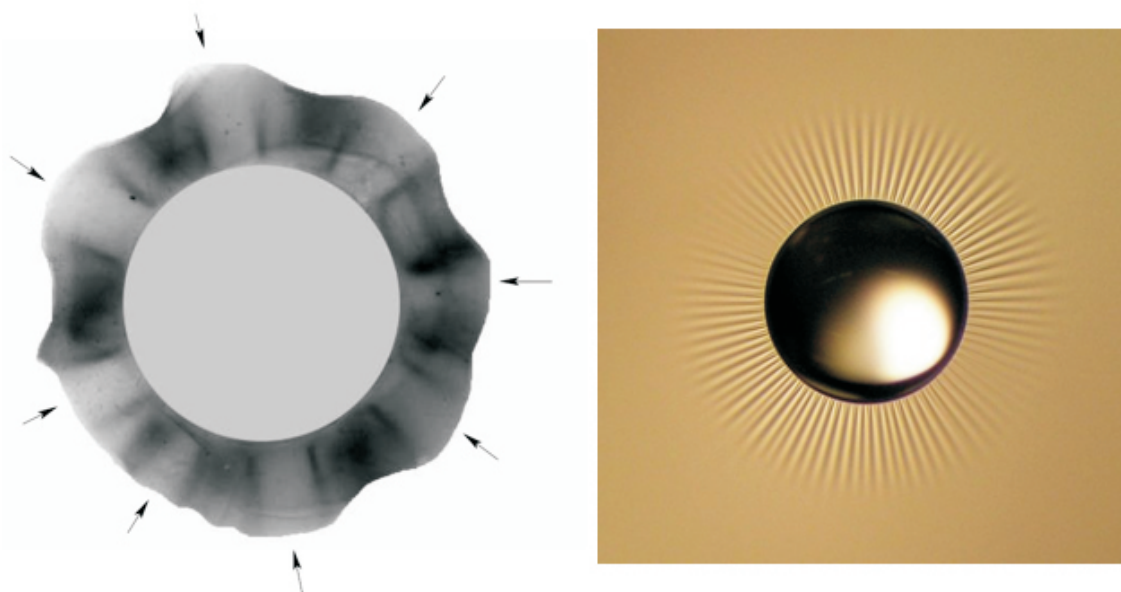


FIGURE 3.27 – Gauche : flambage à la frontière libre d'un anneau de gel gonflant. Figure tirée de [Mora et Boudaoud \(2006\)](#). Droite : flambage d'un film capillaire à la frontière d'une goutte posée sur le film. Figure tirée de [Huang et al. \(2007\)](#).

Il serait d'ailleurs intéressant de savoir comment s'effectue la transition entre ces deux régimes et si cette transition possède ou non une quelconque similarité avec celle de notre problème.

Conclusion du chapitre

On a étudié dans ce chapitre la croissance d'une couche mince accolée à un substrat. Dans le cas où ce dernier est très mou, on peut approximer le système par une plaque libre reposant sur un espace linéaire. On montre qu'en deux dimensions une croissance localisée conduit à l'émergence d'une excroissance dont la forme ne dépend que de la quantité de masse totale ajoutée au système et pas de la distribution spatiale du processus de croissance. Lorsque la rigidité du substrat augmente, cette approximation tombe et un modèle plus raffiné est nécessaire. On montre alors que ce confinement fait émerger des structures complexes, qui présentent de fortes variations dans l'épaisseur de la couche mince, avec notamment un phénomène de condensation de l'instabilité à la surface libre du système. L'existence de deux régions de grande et petite longueur d'onde est cohérente avec l'observation de deux types d'instabilité (asymétrie et bords irréguliers) dans le développement des mélanomes. Le lecteur aura peut-être relevé ce qui peut sembler à première vue une incohérence dans le modèle. En effet, on a souligné dans la partie introductive de la section sur la croissance des tumeurs que la structure stratifiée de ces dernières était due à une raréfaction des nutriments au centre de la tumeur. Cela entraîne la formation d'une couche de cellules prolifératrices dont l'épaisseur résulte d'un équilibre entre la diffusion et la consommation des nutriments. On observe notamment la formation de cette couche par la transition d'un régime de croissance exponentiel à un régime linéaire. Dans cette situation, cela a-t-il un sens de considérer la croissance d'une couche sur un substrat si en réalité l'épaisseur de cette couche est constante ? En fait, il s'avère que la croissance de la tumeur est un phénomène oscillant (Chignola *et al.* 2000, Gliozzi *et al.* 2010). Ces oscillations sont encore imparfaitement comprises et divers mécanismes ont été invoqués pour les expliquer, comme des fluctuations de la quantité d'oxygène (qui est, en général, le nutriment limitant) ou du taux de croissance des cellules cancéreuses, mais également l'existence de délais dans la prolifération et la mort cellulaire (Burkowski 1977, Byrne 1997). Quelle qu'en soit l'origine, ces fluctuations conduisent à une modulation de l'épaisseur de la couche de cellules prolifératrices et permettent de justifier notre approche. D'autre part, à chaque oscillation, si le système n'est pas devenu instable, le rapport d'aspect du système (le rayon du système divisé par le rayon du cœur nécrotique ou quiescent) diminue. Par conséquent, notre modèle prédit que le seuil d'instabilité diminue au fur et à mesure que la tumeur grossit. Si la variation de volume associée à chaque oscillation est à peu près constante, cela signifie que le système se rapproche petit à petit du seuil d'instabilité. Cette observation selon laquelle plus la tumeur est grosse et plus elle est susceptible de devenir instable, et donc de basculer dans un régime agressif, est tout à fait cohérente avec l'utilisation qui est faite du diamètre comme critère dans le diagnostic des tumeurs.

Annexe du chapitre 3 : analyse asymptotique

On établit ici une expression analytique pour la longueur d'onde au seuil dans le cas où l'épaisseur de l'anneau est très mince ($H \rightarrow 0$). Une analyse asymptotique est bien adaptée à la description de la focalisation de l'énergie (Coman et Destrade 2008). On rappelle que la solution de (3.61) est :

$$u_{II} = C_1 f_1 + C_2 f_2 + C_3 f_3 + C_4 f_4. \quad (3.74)$$

On introduit la variable $\rho = \mathcal{O}(1)$ telle que $R = 1 + H\rho$ et on écrit :

$$f_i(\rho) = f_i^0(\rho) + H f_i^1(\rho) + \mathcal{O}(H^2). \quad (3.75)$$

Motivé par les calculs numériques, on introduit les quantités :

$$m = \frac{n}{H} \quad \text{et} \quad d = \frac{\sigma}{\mu_{II} H}. \quad (3.76)$$

L'insertion de (3.75) et (3.76) dans (3.61) amène une hiérarchie d'équations différentielles que l'on peut écrire formellement :

$$\mathcal{R}_g[f_i^k] = \sum_{\alpha=0}^{k-1} \sum_{\beta=0}^4 \mathcal{Q}_{\alpha\beta}^k \frac{d^\beta f_i^\alpha}{d\rho^\beta}, \quad (3.77)$$

où l'opérateur \mathcal{R}_g pour la croissance est défini par :

$$\mathcal{R}_g = n^4 - n^2 \left(1 + \gamma^4\right) \frac{d^2}{d\rho^2} + \gamma^4 \frac{d^4}{d\rho^4}, \quad (3.78)$$

avec la convention que $\mathcal{Q}_{\alpha\beta}^0 = 0$. On trouve alors les solutions f_i^0 à l'ordre 0 :

$$f_1^0 = e^{-\frac{n\rho}{\gamma^2}}, \quad f_2^0 = e^{\frac{n\rho}{\gamma^2}}, \quad f_3^0 = e^{n\rho} \quad \text{et} \quad f_4^0 = e^{-n\rho}. \quad (3.79)$$

On insère à présent ces expressions dans l'équation déterminantale $\mathcal{G}\left(n, H, \frac{\mu_I}{\mu_{II}}, \gamma, d\right) = 0$ que l'on développe ensuite en puissance de H :

$$\mathcal{G}\left(n, H, \frac{\mu_I}{\mu_{II}}, \gamma, d\right) = \mathcal{G}^0\left(n, \frac{\mu_I}{\mu_{II}}, \gamma, d\right) + \mathcal{O}(H). \quad (3.80)$$

On trouve pour $\mathcal{G}^0\left(n, \frac{\mu_I}{\mu_{II}}, \gamma, d\right)$:

$$\begin{aligned} \mathcal{G}^0 = & \alpha(J) \cosh(n - Jn) - \alpha(-J) \cosh(n + Jn) + \beta(J) \sinh(n - Jn) \\ & - \beta(-J) \sinh(n + Jn) + \delta(J), \end{aligned} \quad (3.81)$$

avec :

$$\alpha(J) = -\frac{(1+J^2)}{2} \left((1+J(J(3+J)-1)) \left(1+J \left(J(3+J)-1-4 \left(\frac{\mu_I}{\mu_{II}} \right)^2 \right) \right) + 2nJ(J-1)^3 d \frac{\mu_I}{\mu_{II}} \right), \quad (3.82)$$

$$\beta(J) = -\frac{1}{2} \left(2(J^2-1)^2 (1+J(J(J+3)-1)) \frac{\mu_I}{\mu_{II}} + (J-1)J(J+1)^2 n \left(1-J \left(1-J(J+3)+4 \left(\frac{\mu_I}{\mu_{II}} \right)^2 \right) \right) d \right), \quad (3.83)$$

$$\delta(J) = 8J^3(J^2+1) \left(J^2+1-2 \left(\frac{\mu_I}{\mu_{II}} \right)^2 \right), \quad (3.84)$$

$$J = \gamma^2. \quad (3.85)$$

A l'ordre 0, les équations $\mathcal{G}^0 = 0$ et $\frac{\partial \mathcal{G}^0}{\partial n} = 0$ donnent le volume seuil γ et la longueur d'onde au seuil λ/H dans la limite $H \rightarrow 0$ en fonction des autres paramètres du problème. Ces deux équations fournissent une solution analytique exacte et la courbe résultante est tracée dans la figure 3.21. Dans le cas d'un cœur mou ($\mu_I/\mu_{II} \ll 1$) ou dur ($\mu_I/\mu_{II} \gg 1$), des résultats théoriques supplémentaires peuvent être obtenus et on trouve les lois d'échelles (3.69) et (3.72).

4

Etude d'une tumeur artificielle

ON cherche ici à construire un système expérimental capable de simuler de manière simple les aspects mécaniques du développement des tumeurs. Pour cela on utilise des hydrogels superabsorbants dont les propriétés mécaniques sont modulables et comparables à celles des tissus biologiques. On montre que le modèle que nous venons d'introduire dans le troisième chapitre permet de comprendre qualitativement les résultats. Une interprétation quantitative des données nécessite néanmoins de prendre en compte le détail microscopique du processus de gonflement, distinct de la croissance biologique. On développe alors un modèle de poroélasticité non linéaire qui conduit à un excellent accord avec les mesures. A la lumière de ces résultats, on discute ensuite du rôle des hydrogels comme substituts des tissus biologiques. Les travaux de cette section ont été effectués en collaboration avec Yves Couder et Marie-Alice Guedeau Boudeville du laboratoire MSC (Matière et Systèmes Complexes) de l'université Paris VII.

4.1 Présentation

Les tissus biologiques, par leur complexité, sont des objets qui se révèlent souvent délicats à contrôler expérimentalement de manière précise. S'il est possible de moduler certains aspects biochimiques, comme des vitesses de réaction ou les concentrations de diverses molécules, l'étude du rôle de la mécanique dans le développement des tissus souffre d'une difficulté additionnelle, qui réside dans l'impossibilité, en général, à faire varier les paramètres mécaniques (rigidité, viscosité, etc.) des objets biologiques. Cela n'empêche pas de produire des modèles mécaniques pertinents, capable de reproduire les formes observées, mais entrave toutefois une analyse systématique de l'influence des paramètres de contrôle d'origine mécanique (Dumais et Harrison 2000). Cette difficulté a motivé une recherche pour des substituts abiotiques, aux propriétés mécaniques modulables, capables de reproduire dans une certaine mesure le comportement des tissus biologiques. A cet égard, un matériau se distingue nettement : les hydrogels.

4.1.1 Les hydrogels

Les hydrogels sont des matériaux intéressants, composés majoritairement d'eau à l'état liquide, mais qui, à l'équilibre, se comportent essentiellement comme des solides grâce à la présence d'un réseau de polymères qui séquestre le liquide. A la lumière de cette définition, il est clair que les tissus biologiques, et en particulier la matrice extracellulaire ainsi que les tissus connectifs, peuvent être considérés comme des gels. Les gels sont cependant des matériaux inertes, à la différence des objets biologiques qui sont thermodynamiquement hors d'équilibre et qui peuvent moduler leur architecture de manière dynamique : on peut d'ailleurs voir les matériaux biologiques comme des gels actifs (Kruse et Jülicher 2000, Kruse *et al.* 2005). Cette proximité structurelle dote les hydrogels de propriétés mécaniques proches des tissus et, de ce fait, ils sont couramment employés dans de nombreux domaines scientifiques ayant trait à la santé. Ceux-ci composent par exemple les lentilles de vue (Wichterle et Lim 1960) et certains cathéters. Grâce à leur importante biocompatibilité, ils sont fréquemment utilisés en ingénierie des tissus (Lee et Mooney 2001) où ils forment l'échafaudage nécessaire à l'implantation des cellules avant transplantation (Marler *et al.* 1998) et sont utilisés dans la fabrication de diverses prothèses telles que les implants mammaires et le noyau central des disques intervertébraux. Dans ce cadre, une bonne compréhension de leurs propriétés mécaniques est vitale et de nombreuses recherches sont engagées dans cette direction (Daniels *et al.* 2007). Les hydrogels sont également utilisés en médecine pour le dépôt local de médicaments dans l'organisme, en exploitant par exemple la capacité

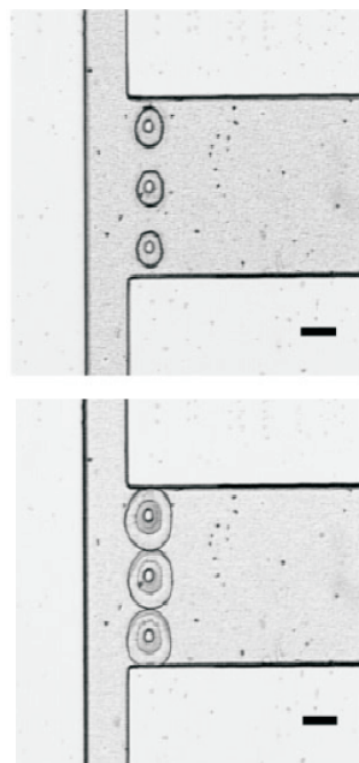


FIGURE 4.1 – Fabrication d'une valve d'hydrogel pour des applications en microfluidique. La figure est tirée de Marler *et al.* (1998).

des gels à réagir à des variations subtiles de leur environnement, comme le pH ou la température (Qiu et Park 2001, Ulijn *et al.* 2007). Enfin, ils sont également utilisés en tant que pansements pour accélérer le processus de régénération des lésions de la peau (Kirker *et al.* 2002). D'autre part, les hydrogels possèdent un certain nombre d'applications dans des domaines plus industriels, tels que la fabrication de valves en microfluidique (Beebe *et al.* 2000) ou le traitement des eaux usées en exploitant la capacité des hydrogels à séquestrer des métaux lourds par chélation (Ali *et al.* 2003).

4.1.2 Les gels superabsorbants

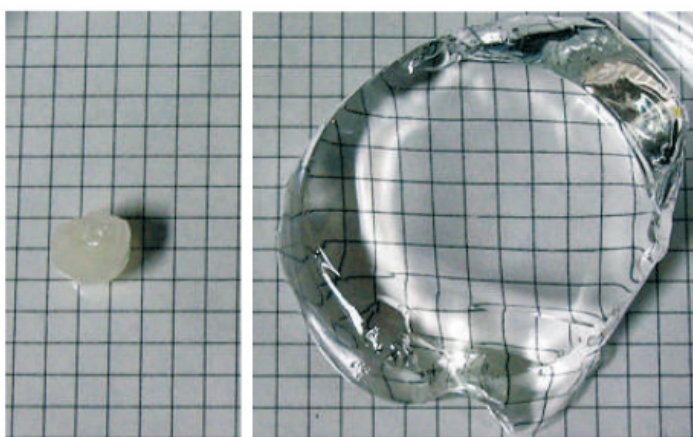


FIGURE 4.2 – Hydrogel superabsorbant. La figure est tirée de Ono *et al.* (2007).

Un gel normal retient le solvant grâce à deux effets : d'une part, l'attraction entre les chaînes de polymère hydrophiles et le solvant et, d'autre part, la répulsion électrostatique des chaînes. L'absorption est quant à elle limitée par l'étirement élastique du réseau. Afin de doter le gel de propriétés absorbantes, une possibilité consiste à adjoindre à la composition initiale des monomères chargés. La présence de charges dans le réseau augmente considérablement la répulsion électrostatique des chaînes avec elles-mêmes, favorisant ainsi des configurations où elles sont allongées plutôt que repliées. Cela permet de réaliser des gels superabsorbants. D'autre part, cela implique que le taux de gonflement est assez sensible à la composition chimique du solvant. En effet, un gel plongé dans de l'eau du robinet gonfle considérablement moins que lorsqu'il est plongé dans de l'eau pure. Récemment, il a été envisagé d'utiliser cette propriété superabsorbante afin de simuler la croissance biologique (Sultan et Boudaoud 2008). Bien entendu, il s'agit là d'une simplification drastique et on peut s'attendre à des différences appréciables entre ces deux types de variation de volume. Par exemple, est-ce que les différences microstructurelles entre un gel et un tissu biologique affectent qualitativement la stabilité mécanique ? D'autre part, les mécanismes responsables de la variation de volume, dans un cas la création de matière solide et dans l'autre l'absorption de liquide, influencent-ils qualitativement le processus de morphogénèse ? En gardant en mémoire ces questions, on va maintenant tenter de créer une tumeur artificielle, sur la base du modèle simple développé dans le chapitre précédent.

Hormis leurs propriétés mécaniques semblables à celles des tissus mous, certains hydrogels possèdent également une très grande capacité d'absorption. Ces gels, dit superabsorbants, sont capables de retenir jusqu'à plusieurs centaines de fois leur poids sec en solvant. Cette propriété est utilisée dans la fabrication des couches ou en milieu agricole afin de retenir l'eau dans les environnements arides. La composition d'un gel est assez simple : c'est une mixture de chaînes de polymère, d'un

4.2 L'expérience

4.2.1 Montage de l'expérience

L'expérience consiste à construire un système expérimental capable de simuler de manière simple les aspects mécaniques du développement des mélanomes. Suite à la discussion de la section précédente, les hydrogels sont tout indiqués pour simuler la croissance d'un tissu biologique. On cherche donc à faire croître un anneau de gel encerclant un disque ne gonflant pas. Parmi les différentes molécules envisageables, nous avons choisi les gels polyacrylamides. Malgré l'importante toxicité du monomère dont ils sont issus, ceux-ci sont fréquemment utilisés en électrophorèse et des protocoles détaillés sont facilement disponibles. D'autre part, ils possèdent un remarquable pouvoir absorbant. Le protocole de fabrication du gel s'inspire de [Menter \(2000\)](#) et [Trujillo *et al.* \(2008\)](#) et est maintenant détaillé. Notons que tous les produits chimiques dont nous avons eu besoin, hormis les colorants, proviennent de chez Sigma-Aldrich.

4.2.1.1 Protocole pour la synthèse des hydrogels

Pour préparer un millilitre (ml) de gel, on commence par fabriquer 100 milligrammes (mg) d'une mixture comprenant un monomère : l'acrylamide (AA), un liant : le N,N'-méthylènebisacrylamide (BISAA) et, éventuellement, pour les gels gonflants, une certaine quantité de monomère chargé : le sodium acrylate (SA).

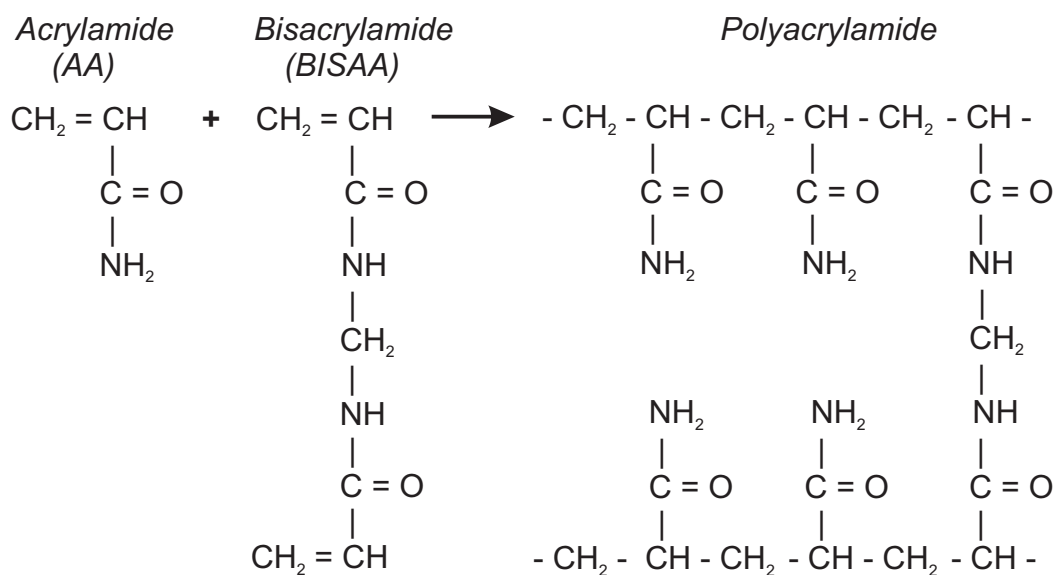


FIGURE 4.3 – Synthèse du polyacrylamide.

La fraction de liant (BISAA) comprise entre 1 % et 10 % de la masse sèche permet de moduler la rigidité du gel tandis que le taux de croissance dépend de la concentration du monomère chargé (SA). Un autre avantage à l'utilisation des gels polyacrylamides est la bonne

connaissance de leurs propriétés mécaniques (Yeung *et al.* 2005, Boudou *et al.* 2006). On sait que, d'une part, leur rigidité est relativement insensible à la température (Matzelle *et al.* 2003) et, d'autre part, dans la gamme de concentrations utilisées ici, elle dépend linéairement de la concentration en liant BISAA, comme illustré sur la figure 4.4. Grossièrement, on peut changer le rapport élastique d'un facteur 10, entre 10 et 100 kPa. Lorsque la concentration en BISAA est trop faible, le gel n'est plus élastique et se comporte plutôt comme un fluide viscoélastique. A l'inverse, une proportion trop importante de liant a pour résultat un gel très cassant, impropre à la manipulation expérimentale. Notons également que lorsque l'on augmente la quantité de BISAA, il existe une transition dans l'apparence du gel, qui passe d'un aspect transparent à un aspect trouble blanchâtre. Cette transition correspond à une décomposition spinodale du gel avec la formation de domaines de haute ou basse concentration en polymères (Hirotsu 1994). Le taux de gonflement (linéaire), quant à lui, dépend des expériences et est grossièrement compris entre 3 et 6. Une concentration en SA plus élevée entrave la polymérisation et le processus de gélification est incomplet.

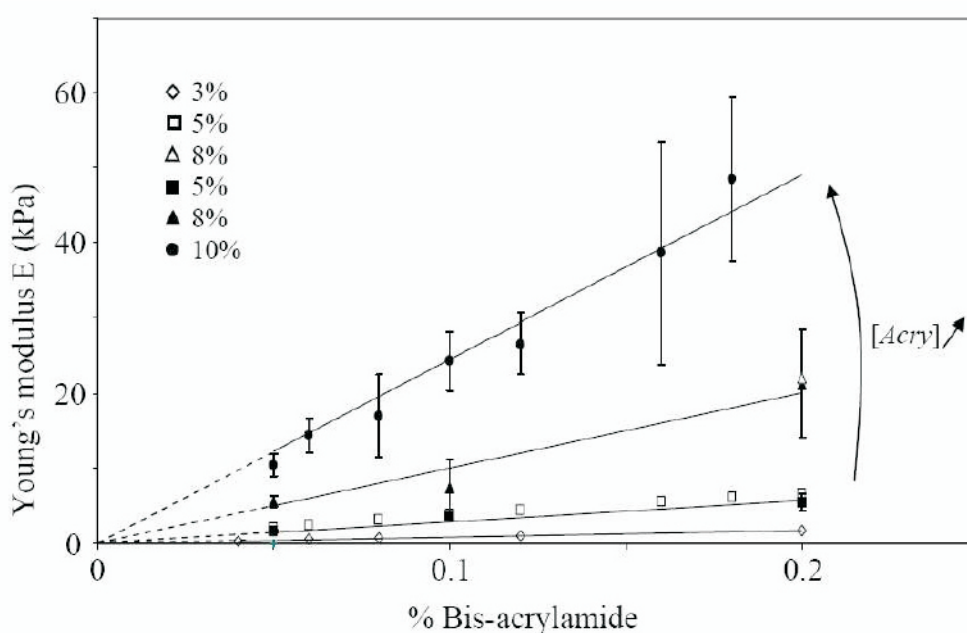


FIGURE 4.4 – Dépendance de la rigidité du gel en fonction de la concentration en bisacrylamide, figure tirée de Boudou *et al.* (2006).

Une fois la mixture réalisée, on l'incorpore à 1 ml d'eau tri-distillée puis on procède à la polymérisation (voir figure 4.3). La réaction est initiée avec du persulfate d'ammonium (PA) qui convertit les monomères d'acrylamide en radicaux libres qui réagissent à leur tour avec les monomères inactivés (polymérisation radicalaire). La réaction est catalysée grâce à du N,N,N',N'-tétraméthylènediamine (TEMED) qui accélère la formation de radicaux libres du persulfate. En fonction de la concentration en initiateur et catalyseur, on peut faire varier le temps nécessaire à la polymérisation de quelques secondes à plusieurs heures. Si une polymé-

risation rapide est attrayante à première vue, elle tend néanmoins à diminuer la reproductibilité des expériences car la longueur des chaînes de polymère est proportionnelle au temps de la réaction. En effet, si la concentration en PA est trop élevée, les chaînes de polymère sont si courtes que le gel n'a pas une apparence solide mais semble plutôt viscoélastique. On utilise des concentrations en PA et TEMED de respectivement 0.5 mg et 1 μ l par ml de solution. Dans ces conditions, le processus de polymérisation prend environ soixante minutes. L'ensemble de la fabrication du système est schématiquement représenté sur la figure 4.5.

On commence par réaliser l'ensemble anneau/disque en utilisant une cellule de Hele-Shaw circulaire, composée de deux plaques de verre carrées de 100 mm de côté, fraîchement nettoyées, entre lesquelles on place un masque de caoutchouc de 50 mm de diamètre possédant une ouverture évasée permettant l'insertion de la solution à gélifier (figure 4.5-A). On a effectué des expériences avec des masques en caoutchouc de plusieurs épaisseurs : 1, 2 et 5 mm. A l'aide d'une pipette Pasteur, on verse ensuite le gel neutre qui forme ainsi un disque de 50 mm de diamètre (figure 4.5-B). Durant la polymérisation, le système est maintenu en position verticale de sorte que les bulles d'air éventuellement introduites durant le transfert puissent remonter à la surface. Après polymérisation, la cellule est ouverte et on découpe l'anneau externe en contact avec le caoutchouc à l'aide d'un emporte-pièce (figure 4.5-C). Cette procédure sert non seulement à ajuster le disque interne au diamètre voulu, mais permet également de se débarrasser de l'anneau externe. En effet, la polymérisation est inhibée par le contact avec les éventuelles bulles d'air piégées à la surface du caoutchouc et cette découpe permet donc d'obtenir un disque avec des propriétés physiques aussi homogènes que possible. Dans un second temps, on replace le disque ainsi obtenu (de diamètre inférieur à 50 mm) dans la cellule que l'on referme et on verse ensuite la mixture du gel chargé qui remplit l'espace restant de la cellule autour du disque neutre (figure 4.5-D). Les deux gels sont fortement liés chimiquement et nous n'avons pas observé de décollement de l'interface dans les expériences. Enfin, à l'issue de cette seconde polymérisation, on enlève également la partie extérieure de l'anneau (au minimum 2 mm) pour les mêmes raisons que précédemment. On obtient donc un système composé d'un disque inerte de gel neutre, ne gonflant pas en solution, fermement accroché à un anneau de gel chargé qui gonfle si on le met en contact avec de l'eau (figure 4.5-E).

Tous les paramètres physiques et géométriques considérés dans le modèle simple de mélanomes du chapitre précédent sont donc modulables indépendamment, à l'exception de la tension de surface. Peu de mesures sont disponibles concernant la tension de surface des gels polyacrylamide. Nakamura *et al.* (1996) rapporte des valeurs d'environ 70 mN/m pour une interface gel/air, c'est-à-dire sensiblement la valeur classique de l'interface eau/air. La seule mesure disponible pour l'interface gel/eau, à notre connaissance, est donnée par King *et al.* (1985). Pour un gel acrylamide composé à 90 % d'eau, cette tension est d'environ 0.1 mN/m. Cet écart d'un facteur 700, bien qu'assez important, ne devrait cependant pas influencer de manière drastique la comparaison avec le modèle théorique. En effet, on a vu que la tension de surface joue essentiellement un rôle de régularisation aux petites échelles et apparaît dans les équations à l'intérieur d'un logarithme. Pour ces deux valeurs extrêmes, en considérant une couche de gel de 1 mm de rigidité 10 kPa sur un substrat infiniment épais et rigide, on prédit une longueur d'onde comprise entre 0.73 et 1.17 mm. Cet intervalle est somme toute relativement faible comparé aux erreurs expérimentales typiques que l'on obtient.

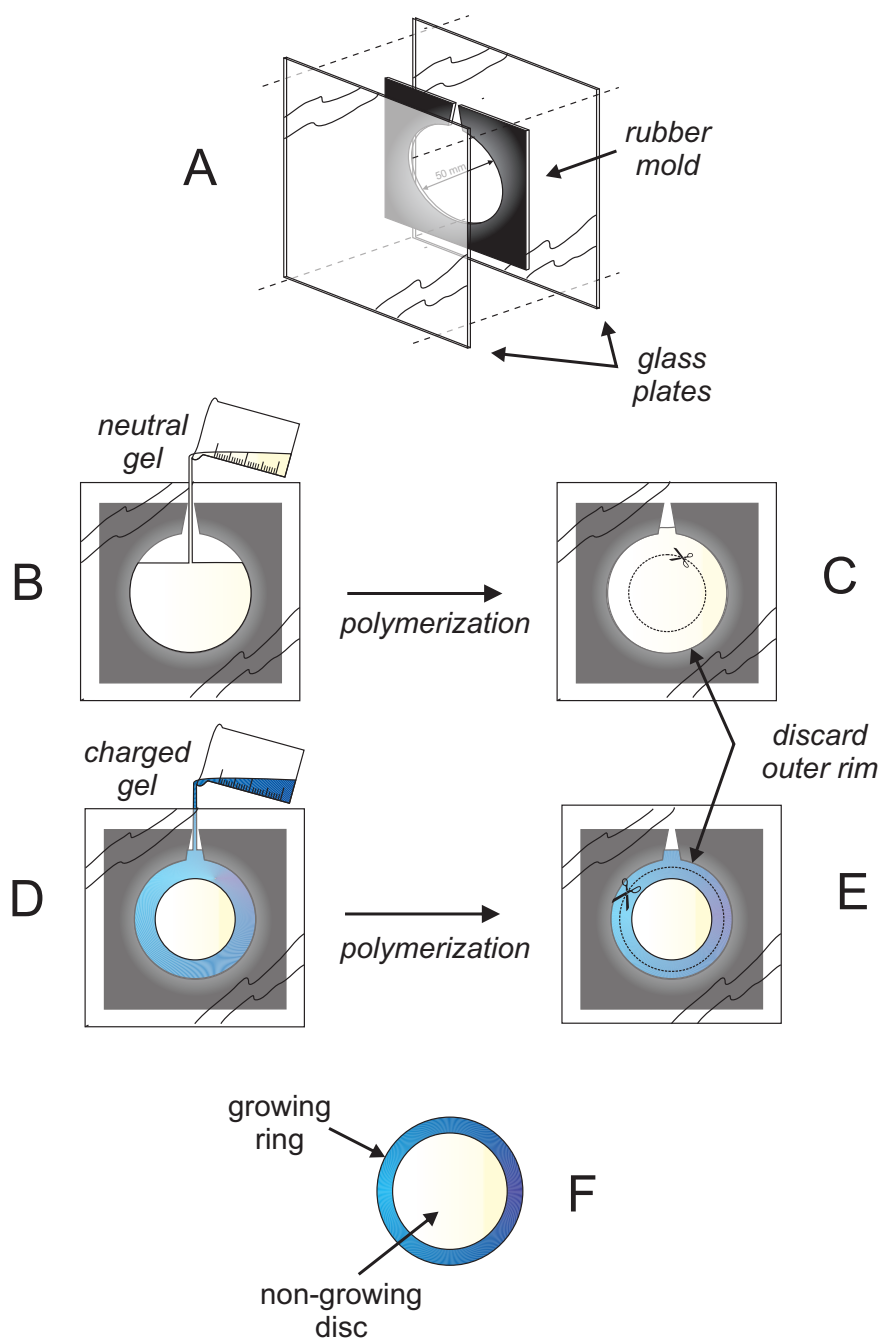


FIGURE 4.5 – Schéma du protocole expérimental de synthèse des hydrogels. Voir texte pour une explication de la procédure.

4.2.1.2 Mise en place du dispositif expérimental

Expériences préliminaires Plusieurs dispositifs expérimentaux ont été testés. Dans un premier temps, on a placé le système disque/anneau entre deux plaques en verre ou bien entre une plaque en verre et une plaque en téflon, espacées grâce à des cales en caoutchouc. On immerge ensuite l'ensemble dans un bain d'eau distillée. Dans ces conditions, seule la périphérie du système est en contact avec le solvant.

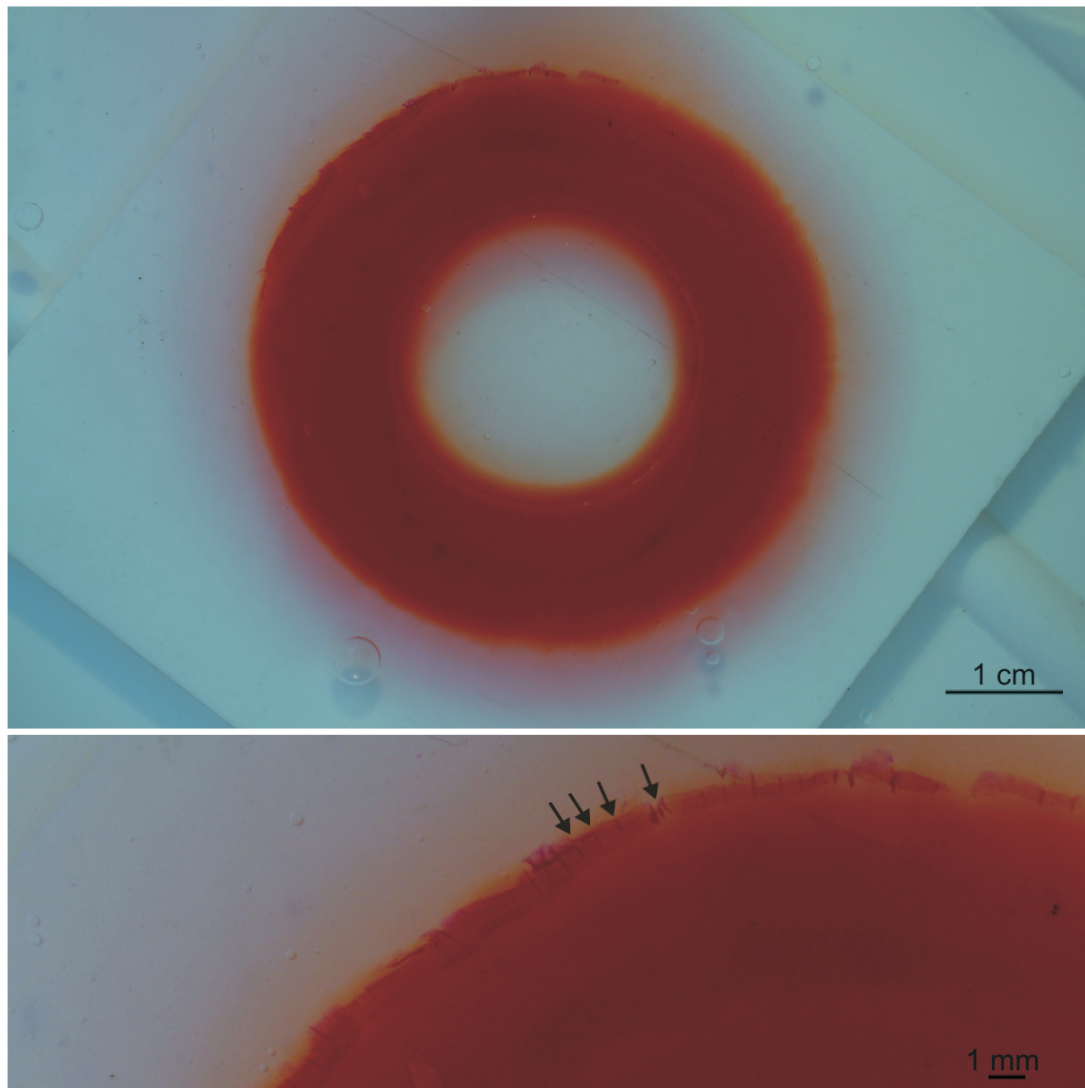


FIGURE 4.6 – Expérience préliminaire. Le système est placé entre une plaque en verre et une plaque en téflon. L'épaisseur du système est de 5 mm. La diffusion qui s'amorce à partir de la frontière libre entraîne la formation d'une instabilité dont la longueur d'onde croît dans le temps. Haut : vue générale. Bas : détail de l'instabilité. Les flèches indiquent la position des points cuspidaux. On note la présence de lignes plus foncées sous ces points cuspidaux.

On perçoit visiblement au bout d'environ une minute la formation d'une instabilité de petite longueur d'onde (de l'ordre du millimètre). La longueur d'onde de cette instabilité augmente dans le temps. Cette augmentation possède une origine physique, due à l'augmentation de la longueur de diffusion, mais également géométrique, due à la dilatation de l'anneau. Cette instabilité d'origine diffusive a été mise en évidence pour la première fois par Tanaka *et al.* (1987). Ce mode de croissance, bien qu'intéressant, est quelque peu éloigné de ce qui est observé durant la croissance des tumeurs. Dans cette dernière situation, la croissance s'étend sur l'ensemble de l'anneau de cellules prolifératrices qui devient éventuellement instable au-delà d'un certain seuil. Dans le cas de cette expérience préliminaire, on note que le gonflement s'amorce à la frontière libre puis s'étend progressivement vers l'intérieur. L'état d'équilibre est caractérisé par un gonflement très hétérogène, comme l'atteste le fort gradient de coloration observé sur la figure 4.7.

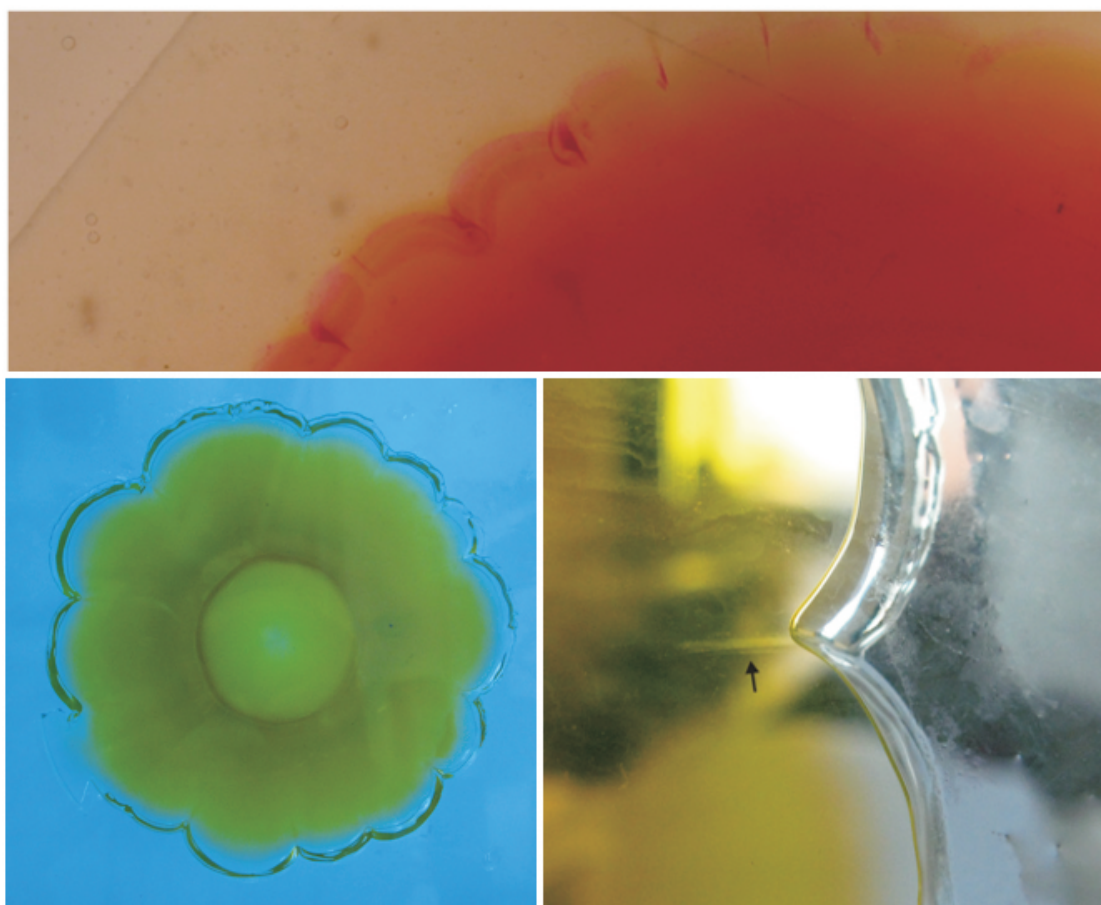


FIGURE 4.7 – Haut : détail d'un point cuspidal pendant le processus de gonflement. Bas droite et gauche : état final, hors du bain de solvant, d'un système initialement similaire mais placé entre deux plaques en verre. La frontière de la structure ne paraît pas singulière à cause du solvant qui mouille la frontière libre du système et « adoucit » l'interface grâce à la tension de surface. Gauche : vue générale (la coloration bleue est un effet de l'appareil photo numérique). Droite : détail d'un point cuspidal ; la flèche indique une zone de repliement du gel.

De plus, cette instabilité ne se présente pas comme une oscillation sinusoïdale dont l'amplitude se développe mais plutôt par la nucléation à la surface du gel d'une série de points singuliers régulièrement espacés. Ces structures évoluent en formant des points cuspidaux. On observe également dans le matériau, sous ces points, des lignes plus foncées, comme illustré sur les figures 4.6 et 4.7. En ouvrant la cellule à l'issue de l'expérience, on confirme que ces lignes correspondent à un repliement du gel sur lui-même. La raison pour laquelle on observe une instabilité condensée plutôt qu'une instabilité de flambage classique s'explique par la diminution de la rigidité du gel avec la croissance. Dans ce cas, le système peut s'approcher par une couche mince d'épaisseur égale à la longueur de diffusion au temps t , croissant à la surface d'une couche épaisse légèrement plus rigide. Les résultats du chapitre précédent nous apprennent que cette situation conduit à l'apparition d'une instabilité condensée de petite longueur d'onde. D'autre part, Ben Amar et Ciarletta (2010) ont récemment montré que cette instabilité entraine très rapidement dans un régime non linéaire, en remarquant qu'une analyse faiblement non linéaire de l'instabilité dans les limites $H \rightarrow 0$ et $\mu_I/\mu_{II} \rightarrow \infty$ conduisait à l'apparition de divergences dans le champ de déplacement.

Outre son inadéquation relative avec le processus biologique qui nous intéresse, ce mode de gonflage possède trois autres inconvénients de nature plus technique :

- Tout d'abord, le caractère fortement non linéaire du régime dans lequel entre le système est susceptible de le bloquer dans un état métastable. En effet, puisque l'on n'observe pas de translation des points cuspidaux (et donc pas de fusion entre des points adjacents), on peut supposer qu'il existe une barrière énergétique importante qui entrave la réorganisation du système. Dans ce cas, il est difficile de savoir si l'état observé quand la longueur de diffusion atteint l'épaisseur de l'anneau est équivalent à ce que l'on observerait si la croissance était homogène.
- D'autre part, l'importante focalisation des contraintes observée dans cette situation conduit souvent, avant même d'avoir atteint un état stationnaire, à une rupture du gel.
- Enfin on peut également mentionner qu'avec ce dispositif expérimental le système met un temps assez long à atteindre un état stationnaire. Pour les anneaux les plus épais (~ 25 mm de rayon), le système met jusqu'à trois jours pour s'équilibrer.

Protocole expérimental définitif Pour toutes ces raisons, on a choisi à l'issue de ces expériences préliminaires de remplacer la plaque inférieure en téflon par un tamis dont les pores sont de $80 \mu\text{m}$. Ce dispositif permet de se rapprocher de la situation biologique et élimine les quelques difficultés mentionnées précédemment. D'autre part, le temps d'équilibrage du système est ramené à environ quatre heures. Finalement, afin de permettre une meilleure observation de l'évolution du système, on a choisi de teinter l'anneau gonflant. Dans les expériences préliminaires, on a utilisé de l'éosine. Bien que cette molécule produise un bon contraste, elle diffuse rapidement, tend à brouiller le contour et ne favorise donc pas la détection de l'instabilité (on observe la diffusion, à la fois dans le solvant et dans le disque interne, dans la partie haute de la figure 4.6). L'utilisation de colorant composé de plus grosses molécules, telles que du dextran bleu ou du tournesol, permet de contourner ce problème sans modifier la rigidité du gel.

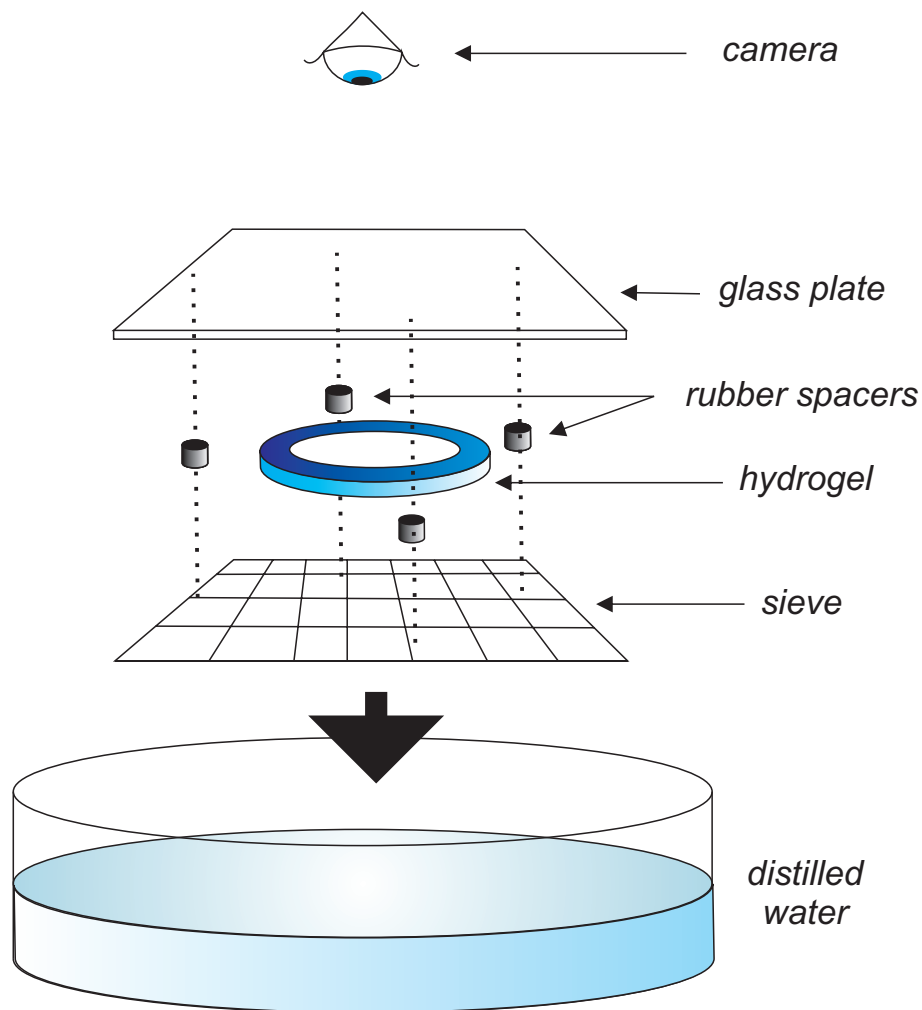


FIGURE 4.8 – Schéma du dispositif expérimental final.

D'autre part, le diamètre du système disque/anneau étant limité à 50 mm, on a choisi d'utiliser des masques en caoutchouc d'une épaisseur de 1 mm afin de rester autant que possible dans la limite bidimensionnelle. Un appareil photo Nikon D700 placé à la verticale du système, comme illustré sur la figure 4.8, permet d'effectuer des clichés du système. L'appareil est relié à un ordinateur et contrôlé grâce au logiciel Nikon Camera Control Pro. Cela nous permet de programmer un minuteur effectuant une prise de vue toutes les deux minutes. Afin de mesurer les longueurs d'onde ainsi que les rapports d'aspect des différentes expériences, on utilise les fonctionnalités du logiciel ImageJ. On utilise le rapport des concentrations en BISAA comme valeur pour le ratio μ_I / μ_{II} . On présente maintenant les résultats.

4.2.2 Résultats et analyse

4.2.2.1 Résultats expérimentaux

On a utilisé dix valeurs différentes du paramètre élastique μ_I/μ_{II} . Les compositions chimiques sont résumées dans le tableau 4.1 suivant.

μ_I/μ_{II}	[AA] : [BISAA]	[AA] : [SA] : [BISAA]
0.25	49 : 1	8.5 : 3 : 1
0.4	49 : 1	15 : 4 : 1
0.5	39 : 1	15 : 4 : 1
0.625	19 : 1	8.5 : 3 : 1
1	19 : 1	15 : 4 : 1
2	9 : 1	15 : 4 : 1
4	19 : 1	60 : 19 : 1
6	9 : 1	40 : 19 : 1
8	9 : 1	60 : 19 : 1
10	9 : 1	80 : 19 : 1

TABLEAU 4.1 – Compositions chimiques employées dans les différentes expériences.

Dans un premier temps, on s'intéresse à la relation entre le nombre d'onde et l'épaisseur de l'anneau. Pour cela, on choisit de fixer le rapport $\mu_I/\mu_{II} = 0.25$. On reporte les résultats accompagnés de la prédiction théorique dans la figure 4.9. Dans la gamme de paramètres que nous avons choisis ici, toutes les instabilités observées sont de type flambage, et l'interface anneau/disque reste relativement parallèle à la frontière libre durant la déformation. On observe également une augmentation du nombre d'onde de l'instabilité pour des rapports d'aspect décroissant. Ces observations sont qualitativement en accord avec la prédiction théorique. Plus quantitativement, on note tout de même que le modèle surestime la longueur d'onde environ d'un facteur 2. Les valeurs de H inférieures à 0.06 ne sont pas accessibles expérimentalement (en raison de la taille des emporte-pièces dont nous disposons). Pour les épaisseurs supérieures à 0.4, on n'observe pas d'instabilité ($m = 0$ pour le point expérimental le plus à droite de la figure 4.9). En fait pour des anneaux très épais, contrairement au modèle qui prévoit une saturation à $m = 2$, on observe plutôt un amincissement du disque interne.

On détecte cet amincissement par le déplacement vers le centre des petites bulles d'air piégées entre le système et la plaque ; et la formation ultérieure d'une légère condensation au-dessus du disque intérieur. Ce mode de déformation, qui prend place dans la direction transverse au plan principal du système, n'est en effet pas pris en compte dans le modèle et se révèle moins coûteux en énergie élastique qu'une bifurcation vers une configuration ondulée.

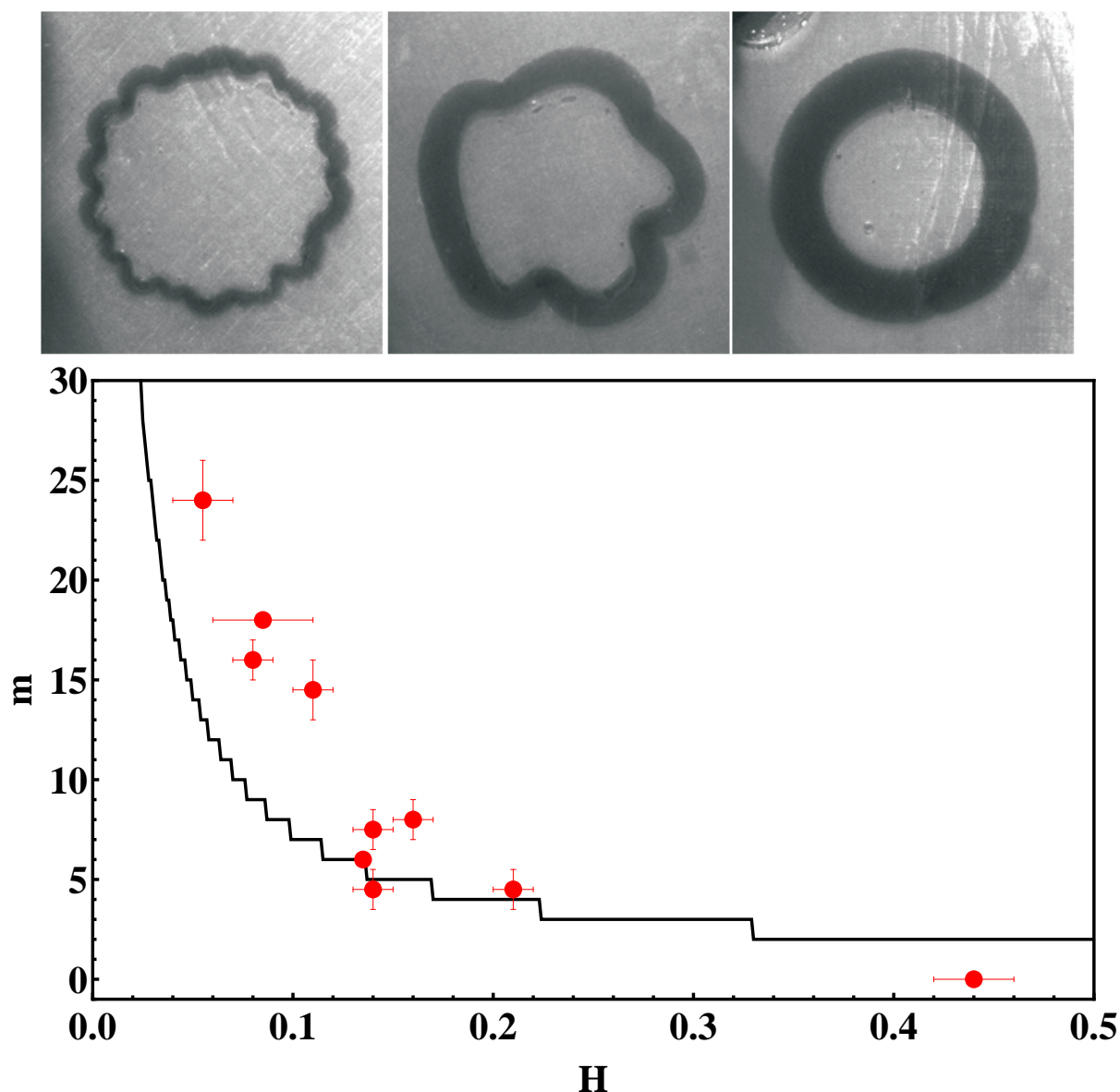


FIGURE 4.9 – Haut : exemples d'instabilité pour des épaisseurs initiales H de 0.09, 0.21 et 0.44 (de gauche à droite). Bas : résultats expérimentaux indiquant la valeur du nombre d'onde m observé en fonction du rapport d'aspect.

L'étape suivante dans l'analyse du problème consiste à étudier le comportement du système pour différentes valeurs du paramètre élastique μ_I/μ_{II} . On résume l'ensemble des mesures dans le graphe 4.10 suivant.

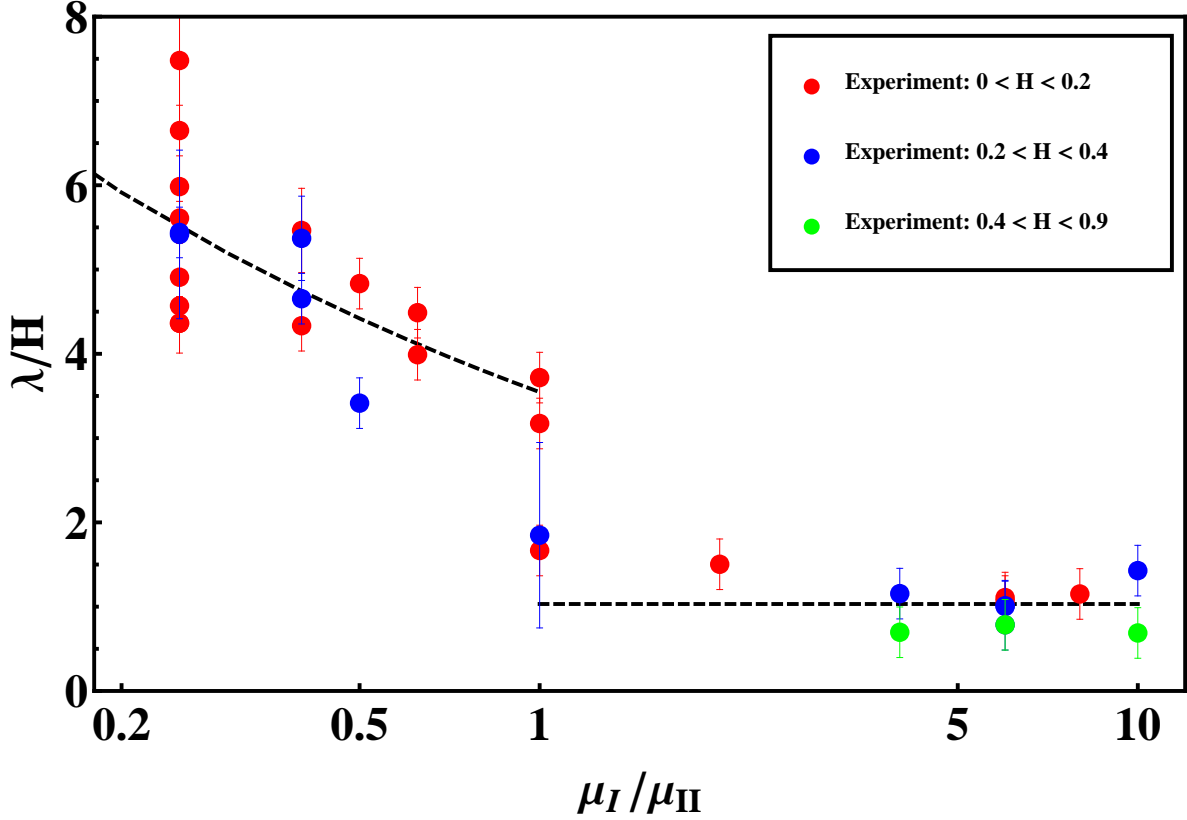


FIGURE 4.10 – Résultats expérimentaux pour les mesures de la longueur d'onde réduite λ/H en fonction du rapport élastique. Les lignes noires en pointillés sont les régressions données par les équations (4.1) et (4.2). En raison des importantes marges d'erreur dans les mesures, nous avons regroupé les expériences en trois intervalles de rapport d'aspect.

On voit sur ce graphe la présence de deux régimes distincts avec une transition se situant aux alentours de $\mu_I/\mu_{II} \sim 1$. Expérimentalement, ces deux régimes correspondent à une instabilité de flambage étendue ($\mu_I/\mu_{II} < 1$) et condensée ($\mu_I/\mu_{II} > 1$). On a représenté la séquence d'évolution typique de ces deux types d'instabilité (A et B) dans la figure 4.11. Initialement, les deux systèmes possèdent un rapport d'aspect similaire ($H \sim 0.26$ pour la séquence A et $H \sim 0.27$ pour la séquence B) mais des rapports élastiques différents ($\mu_I/\mu_{II} = 0.5$ pour la séquence A et $\mu_I/\mu_{II} = 6$ pour la séquence B). A partir de l'état initial (figures A-1 et B-1), le rayon du système augmente initialement en conservant la symétrie (figures A-2 et B-2). Au-delà d'un certain seuil le système devient instable (figures A-3 et B-3). Dans la séquence A, le système développe une instabilité qui s'étend à travers tout le système et l'interface anneau/disque est à peu près parallèle à la frontière libre du système.

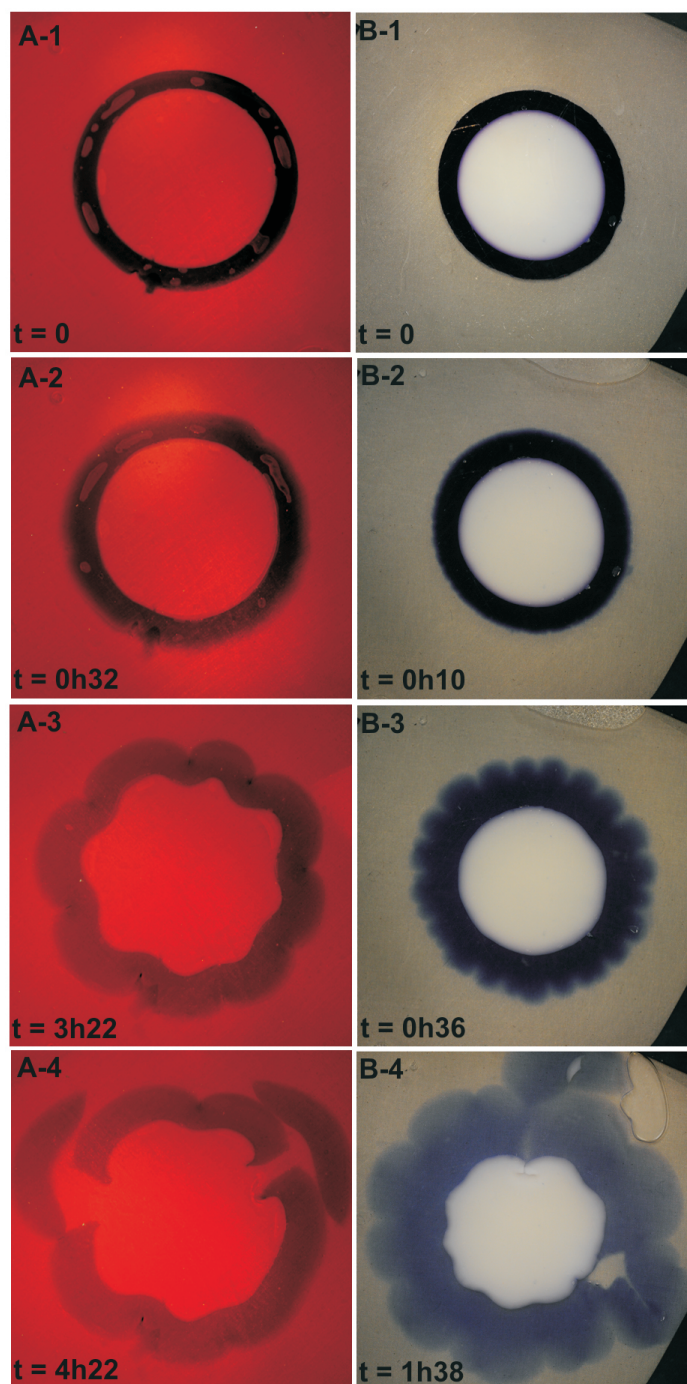


FIGURE 4.11 – Deux séquences classiques de l'évolution du système pour des rapports d'aspect initiaux similaires mais des rapports élastiques différents ($\mu_I/\mu_{II} = 0.5$ pour la séquence A et $\mu_I/\mu_{II} = 6$ pour la séquence B). Les temps sont indiqués en heures et minutes. L'expérience A est effectuée dans un réservoir de solvant teinté d'éosine. Voir texte.

Le nombre d'onde qui caractérise l'instabilité est constant au cours du temps et l'amplitude des oscillations augmente progressivement. On observe également, à la frontière libre du système, la formation de points cuspidaux dans les creux de la couche oscillante, ainsi qu'une zone de repliement sous ces points. Dans la séquence B, l'instabilité est essentiellement confinée à la frontière libre et l'interface anneau/disque reste circulaire. Après nucléation, on observe dans le régime fortement non linéaire une pénétration de l'instabilité dans le cœur dur, quoique dans une moindre mesure que pour la séquence A (figure B-4). Enfin, on observe en général une rupture du système (figures A-4 et B-4). Dans la grande majorité des cas, les fractures qui apparaissent relient deux points cuspidaux consécutifs et passent à proximité de l'interface anneau/disque sans jamais se propager à l'intérieur du disque. On remarque également que la séquence A a une évolution bien plus lente que la séquence B. Cela tient à deux raisons : d'une part, la présence d'éosine dans le solvant et, d'autre part, la plus faible concentration en sodium acrylate (respectivement 20 mg et 31.7 mg).

La raison pour laquelle les barres d'erreur sont plus importantes dans la limite d'un cœur mou est liée au processus de nucléation de l'instabilité. Comme l'instabilité est en général initiée à différents endroits et qu'elle est dans ce cas de grande longueur d'onde, cela crée des problèmes de raccordement (voir l'image centrale de la figure 4.9) qui entraînent une grande incertitude sur la longueur d'onde. Le lecteur notera que l'instabilité condensée est également observée pour des anneaux épais ($H > 0.4$, représentés par des points verts dans la figure 4.10). Cela contraste avec la situation de cœur mou où ce dernier est étiré radialement et s'amincit. Remarquons finalement que la transition entre les deux régimes est particulièrement nette et,

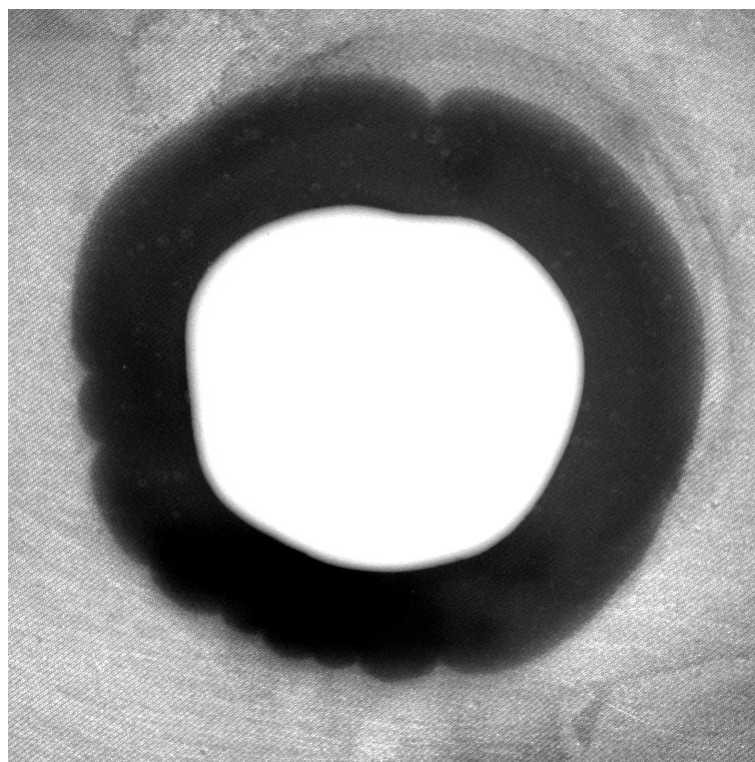


FIGURE 4.12 – Système à la frontière entre les deux régimes d'instabilités. Dans cette expérience, le rapport d'aspect initial est $B/A = 1.40$ et le rapport élastique est $\mu_I/\mu_{II} = 1$.

lorsque l'instabilité est détectable, elle est soit condensée soit étendue dans l'anneau et le disque, à l'exception de l'image 4.12 ci-contre qui illustre une situation pathologique, à la valeur de transition, où une partie du système développe une instabilité condensée tandis que le reste de l'anneau présente une ondulation de grande longueur d'onde. Cette expérience est caractérisée par une très grande barre d'erreur comme on peut le voir sur la figure 4.10. Dans le régime de flambage ($\mu_I/\mu_{II} < 1$), la longueur d'onde diminue avec l'augmentation

du rapport μ_I/μ_{II} . Si on cherche à ajuster ce régime à une loi de puissance, on trouve (pour l'ensemble des expériences où l'épaisseur est inférieure à 0.2) :

$$\text{Pour } \frac{\mu_I}{\mu_{II}} < 1, \quad \frac{\lambda}{H} \sim 3.55 \left(\frac{\mu_I}{\mu_{II}} \right)^{-0.32}. \quad (4.1)$$

Dans le régime condensé, la longueur d'onde λ/H est à peu près constante sur une décade ($1 < \mu_I/\mu_{II} < 10$). Une régression donne :

$$\text{Pour } \frac{\mu_I}{\mu_{II}} > 1, \quad \frac{\lambda}{H} \sim 1.03. \quad (4.2)$$

4.2.2.2 Discussion

Qualitativement, on observe bien, comme prédit par le modèle, une transition entre une instabilité de flambage et une instabilité condensée à la frontière libre avec une transition assez nette. Néanmoins, l'ensemble des observations que nous venons de faire n'est que partiellement en accord avec le modèle proposé dans le troisième chapitre. Particulièrement, nous n'avons pas observé de régime où l'instabilité serait condensée à la frontière interne, entre l'anneau et le disque, comme prédit pour des anneaux épais reposant sur des disques durs. En réalité, ces derniers développent également une instabilité condensée à la frontière libre.

Plus quantitativement, les mesures révèlent que la transition s'effectue à la valeur $\mu_I/\mu_{II} \sim 1$, c'est-à-dire à une valeur un peu inférieure au seuil théorique de 2. En outre, on note que les longueurs d'onde mesurées sont environ deux fois plus courtes que les valeurs prédites. De plus, la régression (4.1) suggère que la loi de puissance en $(\mu_I/\mu_{II})^{-1/3}$, que l'on dérive à partir du modèle de plaque sur substrat, est encore valable dans la gamme de rapport élastique $0.1 < \mu_I/\mu_{II} < 1$, avec toutefois un préfacteur inférieur à la prédiction théorique. Cela est quelque peu en contradiction avec le modèle du troisième chapitre qui prévoyait, au contraire, un écart substantiel entre cette approximation et le modèle complet dans cette gamme de paramètres (voir les figures 3.21 et 3.22). Des remarques similaires ont été formulées par Sultan et Boudaoud (2008). Notons que dans leurs expériences, effectuées en géométrie plane, seule la surface libre est en contact avec le solvant (voir figure 4.13).



FIGURE 4.13 – Expérience de flambage de gel sur substrat mou. La figure est tirée de Sultan et Boudaoud (2008).

En ce qui concerne le régime où l'instabilité est condensée, on avait prédit, dans la limite des anneaux minces et pour la gamme de paramètres physiques utilisée dans nos expériences,

une longueur d'onde comprise entre 0.73 et 1.17. La valeur mesurée se situe effectivement dans cet intervalle. Plus curieusement, l'ensemble de nos mesures, indépendamment de leurs épaisseurs, se situent dans cette approximation, alors que l'on avait prédit une variation assez importante de cette longueur avec l'épaisseur. De plus, on note sur la figure 4.11 que, pour une épaisseur environ deux fois supérieure à l'épaisseur initiale, l'instabilité est déjà bien développée. Or le modèle prédit une épaisseur au seuil d'instabilité d'environ trois fois la valeur initiale pour les anneaux infiniment fins, augmentant encore plus pour des rapports d'aspect plus importants. Trujillo *et al.* (2008) ont étudié la croissance d'une fine (entre 3 μm et 1 mm) couche de gel chimiquement attachée à un substrat infiniment rigide. Dans cette expérience bidimensionnelle, ils rapportent l'émergence de plis à la surface libre, avec un espacement caractéristique entre les plis de l'ordre de l'épaisseur de la couche (voir figure 4.14). Les auteurs de cette étude notent également que l'instabilité apparaît lorsque l'épaisseur atteint deux fois sa valeur initiale (remarquons que cette valeur est calculée et non pas mesurée).

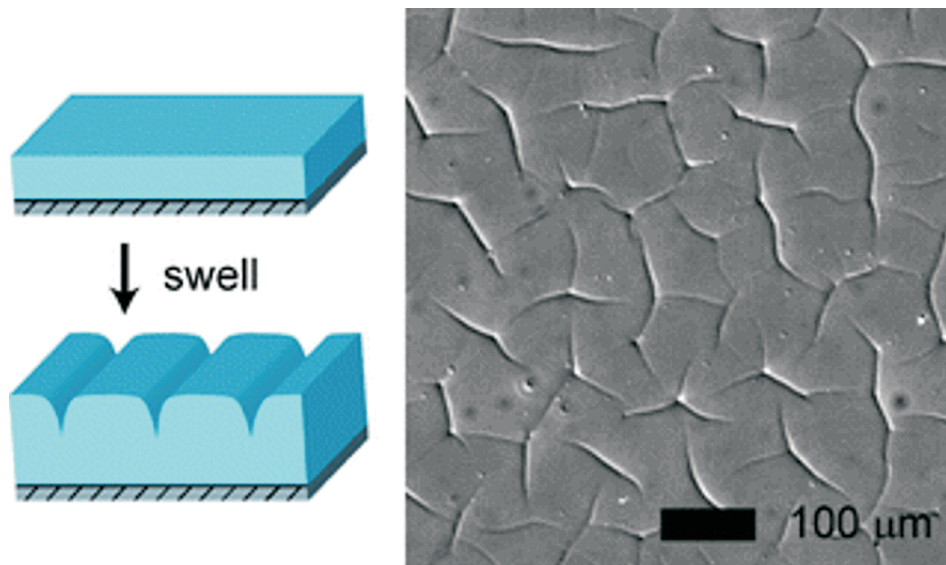


FIGURE 4.14 – Emergence de plis à la surface libre d'une couche de gel. La figure est tirée de Trujillo *et al.* (2008).

Concernant cette dernière expérience, on peut remarquer sur la figure 4.14 que les plis observés ici semblent posséder une taille relativement constante, avec une longueur de l'ordre de la distance caractéristique entre deux plis. Cette observation contraste fortement avec le cas des plis dans une plaque libre, comme le papier froissé qui est caractérisé par l'émergence de plis dont la distribution en taille est particulièrement étalée (Sultan et Boudaoud 2006). En dernier lieu on notera que, même avec les précautions que nous avons prises pour homogénéiser le processus de croissance, on observe quand même pour les anneaux épais un gradient de coloration dans la direction radiale (voir la séquence B de la figure 4.11). Cela suggère que le gonflement n'est pas homogène. En gardant en mémoire l'ensemble de ces remarques, on va maintenant tenter de formuler un modèle permettant de rendre compte des observations expérimentales.

4.3 Croissance et gonflage

4.3.1 Aspects microscopiques du gonflage

Afin de mieux comprendre les écarts entre cette expérience et la théorie que nous avons développée au chapitre précédent, il convient de regarder plus en détail les mécanismes microscopiques qui régissent le processus de gonflage. A titre d'illustration, considérons une situation idéale et comparons la croissance libre (sans aucune contrainte géométrique ou physique) d'un échantillon biologique homogène et d'un bloc identique d'hydrogel plongé dans un solvant. Si le temps caractéristique associé au processus de croissance est bien plus grand que le temps caractéristique de diffusion des nutriments dans l'échantillon biologique, et en supposant que le processus de croissance ne dépend que de la concentration en nutriments, on peut considérer la croissance comme homogène au sein du système. Pour une quantité donnée de nutriments, le système atteint un volume d'équilibre final. Puisque le corps peut s'étendre librement dans l'espace, cette déformation n'a aucun coût élastique et l'énergie élastique à l'issue de la croissance est nulle. A l'inverse, un gel est un réseau de chaînes de polymère en équilibre avec un solvant. Lorsque le gel est mis en contact avec un réservoir infini de molécules de solvant, ces dernières infiltrent le réseau et étirent les chaînes de polymère jusqu'à ce que la pression osmotique du solvant contrebalance le rappel élastique des chaînes. Par conséquent, dans l'état final, bien que les contraintes globales dans le gel soient nulles, l'énergie élastique associée au réseau de polymères n'est pas nulle. Dans le langage de la théorie des mixtures, cela signifie que les contraintes mécaniques associées à chacune des phases du système (dans ce cas, une phase solide et une phase liquide) sont égales et opposées. Cela a deux conséquences très importantes. Tout d'abord, l'existence d'une contrainte résiduelle dans le réseau élastique, même dans le cas d'un gonflage homogène, affecte la stabilité mécanique d'un hydrogel. D'autre part, ce mécanisme implique qu'un hydrogel sous contraintes (par exemple sous extension ou compression) gonflera différemment d'un hydrogel gonflant librement. Autrement dit, cela signifie que le gonflage est un processus qui dépend de l'état de contrainte du système. Ces deux effets ne sont pas pris en compte dans le modèle de Kröner-Lee pour la croissance que nous avons utilisé jusqu'à présent. En particulier, le gonflage dépendant des contraintes, il est clair que la variation locale de volume n'est pas le meilleur paramètre de contrôle car cette variation fait partie des champs à déterminer, au même titre que les déplacements et les contraintes. Il est plus réaliste d'utiliser le potentiel chimique du solvant comme paramètre de contrôle du processus de gonflage. La première théorie permettant de décrire l'équilibre d'un fluide (gaz ou liquide) et d'un matériau poreux déformable peut être attribuée à Gibbs (1878). Indépendamment des travaux de Gibbs, Biot (1941) couple cette théorie thermodynamique à la loi de Darcy permettant de décrire un transport de masse dans un milieu poreux. Cette théorie poroélastique a été ensuite appliquée à divers phénomènes depuis la compaction des sols jusqu'à la déformation des tissus biologiques. Son application aux gels est plus récente et différents modèles spécifiques ont été développés (Tanaka *et al.* 1973, Tanaka et Fillmore 1979, Durning et Morman 1993, Dolbow *et al.* 2004, Li *et al.* 2007), notamment grâce aux travaux sur les réseaux de polymères (Huggins 1941, Flory 1942, Flory et Rehner 1943, Flory 1953). Plus récemment, ces modèles ont été reformulés dans le cadre des grandes déformations par Hong *et al.* (2008; 2009). On résume brièvement ce modèle avant de l'utiliser.

4.3.2 Modèle poroélastique

4.3.2.1 Présentation générale du modèle

Un gel est essentiellement une mixture solide de macromolécules (les chaînes de polymère) et de petites molécules de solvant. Lorsque le système est immergé dans un réservoir de solvant (qui joue aussi le rôle de thermostat), les molécules de solvant peuvent passer du réservoir au gel tandis que les polymères sont piégés dans le gel, comme illustré sur la figure 4.15. A l'équilibre, les potentiels chimiques des molécules de solvant dans le réservoir et dans le gel doivent être égaux.

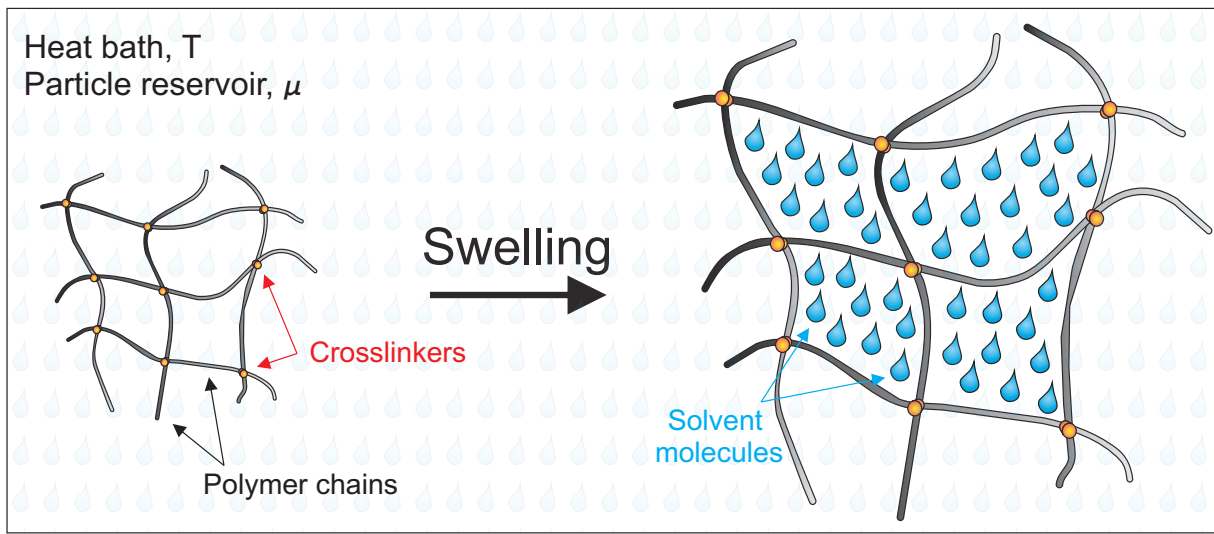


FIGURE 4.15 – Représentation schématique du processus de gonflement. La mixture est immergée dans un réservoir de particules qui joue également le rôle de thermostat.

Introduisons l'énergie libre de Helmholtz du gel $\mathcal{W} = \mathcal{W}(\mathbf{F}, C)$ qui dépend à la fois du gradient de la déformation \mathbf{F} du réseau élastique et de la concentration C des petites molécules de solvant. A l'équilibre thermodynamique, la variation de l'énergie libre de Helmholtz doit être égale aux travaux des forces externes mécaniques augmentés du travail effectué par le solvant au potentiel chimique μ .

Pour une variation δC de la concentration en solvant, on a :

$$\int_{\mathcal{B}_R} \delta \mathcal{W}(\mathbf{F}, C) dV_R = \int_{\mathcal{B}_R} \vec{B} \cdot \delta \vec{x} dV_R + \int_{\partial \mathcal{B}_R} \vec{T} \cdot \delta \vec{x} dA_R + \int_{\mathcal{B}_R} \mu \delta C dV_R. \quad (4.3)$$

Introduisons le grand potentiel $\widehat{\mathcal{W}}(\mathbf{F}, \mu)$ qui est la transformée de Legendre de $\mathcal{W}(\mathbf{F}, C)$:

$$\widehat{\mathcal{W}}(\mathbf{F}, \mu) = \mathcal{W}(\mathbf{F}, C) - \mu C. \quad (4.4)$$

En différentiant l'expression précédente, on obtient l'équation familière :

$$\mu = \frac{\partial \mathcal{W}}{\partial C}. \quad (4.5)$$

Une fois qu'une énergie de Helmholtz est prescrite, cette relation thermodynamique peut être utilisée pour exprimer C en fonction de μ , i.e $C = C(\mu)$. L'expression résultante est ensuite insérée dans l'équation (4.4) pour obtenir la fonction $\widehat{\mathcal{W}}(\mathbf{F}, \mu) = \mathcal{W}(\mathbf{F}, C(\mu)) - \mu C(\mu)$. Cette étape peut néanmoins être contournée élégamment en exprimant C comme une fonction du gradient de déformation \mathbf{F} , en utilisant la relation d'incompressibilité. Afin d'éviter la confusion, puisque le réseau de polymère est une structure compressible d'un point de vue élastique, la relation d'incompressibilité pour les gels est appelée *incompressibilité moléculaire* et stipule que le volume d'un élément de gel est la somme du volume de ses constituants incompressibles. Cette condition peut s'écrire :

$$1 + vC = \det \mathbf{F}, \quad (4.6)$$

où vC est le volume des molécules de solvant divisé par le volume du réseau de polymère sec. On résoud cette équation pour C afin d'obtenir la fonction $C = C(\mathbf{F})$. Cette relation est ensuite insérée dans (4.4) et on obtient :

$$\widehat{\mathcal{W}}(\mathbf{F}, \mu) = \mathcal{W}\left(\mathbf{F}, \frac{\det \mathbf{F} - 1}{v}\right) - \frac{\mu}{v} (\det \mathbf{F} - 1). \quad (4.7)$$

En termes du grand potentiel $\widehat{\mathcal{W}}(\mathbf{F}, \mu)$, la condition d'équilibre prend la forme :

$$\int_{\mathcal{B}_R} \delta \widehat{\mathcal{W}}(\mathbf{F}, \mu) dV_R = \int_{\mathcal{B}_R} \vec{B} \cdot \delta \vec{x} dV_R + \int_{\partial \mathcal{B}_R} \vec{T} \cdot \delta \vec{x} dA_R. \quad (4.8)$$

On retrouve bien la loi thermodynamique stipulant qu'un système à l'équilibre avec un bain thermostaté et un réservoir de particules tend à minimiser son grand potentiel (en l'absence de force mécanique extérieure). Notons que le potentiel chimique (prescrit) joue un rôle similaire à la pression (inconnue) introduite dans le modèle de Kröner-Lee. Cela vient du fait que leurs variables conjuguées, respectivement la concentration en solvant et le volume, sont équivalentes, à une constante multiplicative près, à cause de la contrainte d'incompressibilité moléculaire (4.6). Il n'est pas nécessaire d'écrire explicitement la dépendance en μ pour la densité d'énergie car cette variable étant fixée, elle n'entre pas dans la procédure variationnelle. Par conséquent, on introduit l'énergie $\widehat{\mathcal{E}}[\vec{x}]$ qui dépend uniquement du champ \vec{x} :

$$\widehat{\mathcal{E}}[\vec{x}] \equiv \int_{\mathcal{B}_R} \widehat{\mathcal{W}}(\mathbf{F}) dV_R. \quad (4.9)$$

En développant la fonction $\widehat{\mathcal{W}}(\mathbf{F})$ en termes de $\delta \mathbf{F}$, on obtient :

$$\delta \widehat{\mathcal{W}}(\mathbf{F}) = \frac{\partial \widehat{\mathcal{W}}}{\partial \mathbf{F}} \delta \mathbf{F}. \quad (4.10)$$

Définissons maintenant $\widehat{\mathbf{S}} = \partial \widehat{\mathcal{W}} / \partial \mathbf{F}$. Un calcul standard, présenté dans l'introduction de ce mémoire, conduit au problème suivant :

$$\text{Div} \widehat{\mathbf{S}} + \vec{B} = 0 \quad \text{dans } \mathcal{B}_R, \quad (4.11)$$

$$\widehat{\mathbf{S}}^T \vec{N} = \vec{T} \quad \text{sur } \partial \mathcal{B}_R. \quad (4.12)$$

Afin d'établir ce jeu d'équations, une autre approche est possible. Le travail du solvant associé avec une variation δC de la concentration est le dernier terme de l'équation (4.3) :

$$\int_{\mathcal{B}_R} \mu \delta C dV_R. \quad (4.13)$$

En utilisant la relation d'incompressibilité (4.6), la variation $\mu \delta C$ peut s'écrire en termes de $\delta \mathbf{F}$:

$$\int_{\mathcal{B}_R} \mu \delta C dV_R = \int_{\mathcal{B}_R} \frac{\mu}{v} \delta (\det \mathbf{F} - 1) dV_R = \int_{\mathcal{B}_R} \frac{\mu}{v} \det \mathbf{F} \mathbf{F}^{-1} \delta \mathbf{F} dV_R. \quad (4.14)$$

Intégrons maintenant par partie cette dernière expression :

$$\int_{\mathcal{B}_R} \frac{\mu}{v} J_F \mathbf{F}^{-1} \delta \mathbf{F} dV_R = \int_{\partial \mathcal{B}_R} \frac{\mu}{v} J_F \mathbf{F}^{-T} \vec{N} \cdot \delta \vec{x} dA_R - \int_{\mathcal{B}_R} \text{Div} \left(\frac{\mu}{v} J_F \mathbf{F}^{-1} \right) \delta \vec{x} dV_R. \quad (4.15)$$

La formule de Nanson (1.13), dérivée en introduction, stipule que le dernier terme dans l'expression (4.15) est nul. Le premier terme équivaut à une pression hydrostatique μ/v . Par conséquent, l'étude du gonflage d'un gel est équivalente à l'étude d'une structure compressible, définie par une densité d'énergie \mathcal{W} , soumise à une pression hydrostatique. Si on définit maintenant le champ de contraintes par $\mathbf{S} = \partial \mathcal{W} / \partial \mathbf{F}$, on obtient le problème suivant :

$$\text{Div} \mathbf{S} + \vec{B} = 0 \quad \text{dans } \mathcal{B}_R, \quad (4.16)$$

$$\mathbf{S}^T \vec{N} = \vec{T} + \frac{\mu}{v} J_F \mathbf{F}^{-T} \vec{N} \quad \text{sur } \partial \mathcal{B}_R. \quad (4.17)$$

Bien entendu, les problèmes (4.11)-(4.12) et (4.16)-(4.17) sont équivalents, mais cette dernière formulation souligne que le gonflage peut être résumé à une traction au bord du système et n'affecte pas l'équilibre des forces dans le volume. Notons que, dans le contexte de la théorie des mixtures¹, la quantité \mathbf{S} est la *contrainte partielle* associée à la phase solide tandis que la contrainte partielle associée avec le solvant est $\frac{\mu}{v} J_F \mathbf{F}^{-T}$. Dans le cas où il existe une tension de surface à la frontière libre, la tension \vec{T} est donnée par la formule (3.20).

4.3.2.2 Solution de base

Le calcul précédent est très général et il n'est pas encore fait mention d'une densité d'énergie spécifique. Afin d'analyser l'expérience, il convient d'adopter une forme spécifique pour l'énergie. Pour l'anneau gonflant, on choisit la forme compressible la plus simple :

$$\mathcal{W}_I = \frac{\mu_I}{2} (\lambda_{Irr}^2 + \lambda_{I\theta}^2 - 2 - 2 \log \lambda_{Irr} \lambda_{I\theta}). \quad (4.18)$$

Cette expression est classique pour les réseaux de polymères mais des formes plus complexes peuvent être employées (Boyce et Arruda 2001, Horkay et McKenna 2007). Dans ces

1. Le modèle poroélastique que l'on utilise ici n'est pas à proprement parler une théorie de mixtures, mais plutôt un modèle de consolidation car on ne considère pas la dynamique de la phase liquide. Pour une comparaison des différents modèles de poroélasticité, dans le contexte des os, voir Cowin (1999).

conditions, l'équation d'équilibre pour le champ de déplacement $r_{II}(R)$, telle que définit au chapitre précédent, prend la forme suivante (en formulation Lagrangienne) :

$$\frac{\partial^2 r_{II}}{\partial R^2} \left\{ 1 + 1/\left(\frac{\partial r_{II}}{\partial R}\right)^2 \right\} + \frac{1}{R} \frac{\partial r_{II}}{\partial R} \left\{ 1 - 1/\left(\frac{\partial r_{II}}{\partial R}\right)^2 \right\} - \frac{r_{II}}{R^2} + \frac{1}{r_{II}} = 0. \quad (4.19)$$

N'ayant pas observé de variations significatives du volume du disque interne dans les expériences, on choisit pour le disque interne de conserver l'hypothèse d'un matériau homogène, isotrope et incompressible. Par conséquent, les conditions aux limites à appliquer à cette équation sont :

$$r_{II}(1) = 1, \quad (4.20)$$

$$\left. \frac{\partial r_{II}}{\partial R} \right|_{R=B} - 1/\left. \frac{\partial r_{II}}{\partial R} \right|_{R=B} = \frac{\mu}{v\mu_{II}} \frac{r_{II}(B)}{B} - \frac{\sigma}{B}. \quad (4.21)$$

Cette équation doit être intégrée numériquement. La figure 4.16 représente la variation du rayon du système b/B en fonction du paramètre de contrôle $\mu/(v\mu_{II})$.

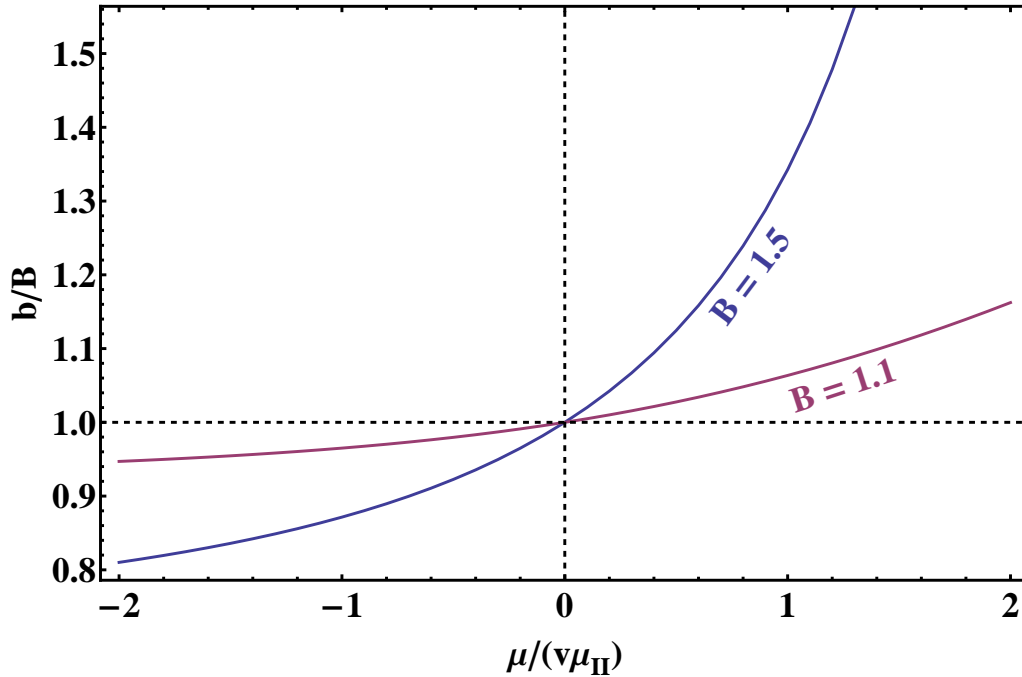


FIGURE 4.16 – Variation d'épaisseur en fonction du potentiel chimique pour deux valeurs de l'épaisseur initiale $B = 1.1$ et $B = 1.5$.

Notons qu'avec notre choix d'équation constitutive, une valeur de μ négative induit un dégonflage du système tandis qu'une valeur positive de μ entraîne une augmentation du volume. D'autre part, le taux de gonflage $J_F = \det F$, tracé dans la figure 4.17, n'est pas homogène. En accord avec les remarques précédentes, le taux de gonflage est moindre près du centre du système, indiquant une inhibition de la croissance avec la contrainte.

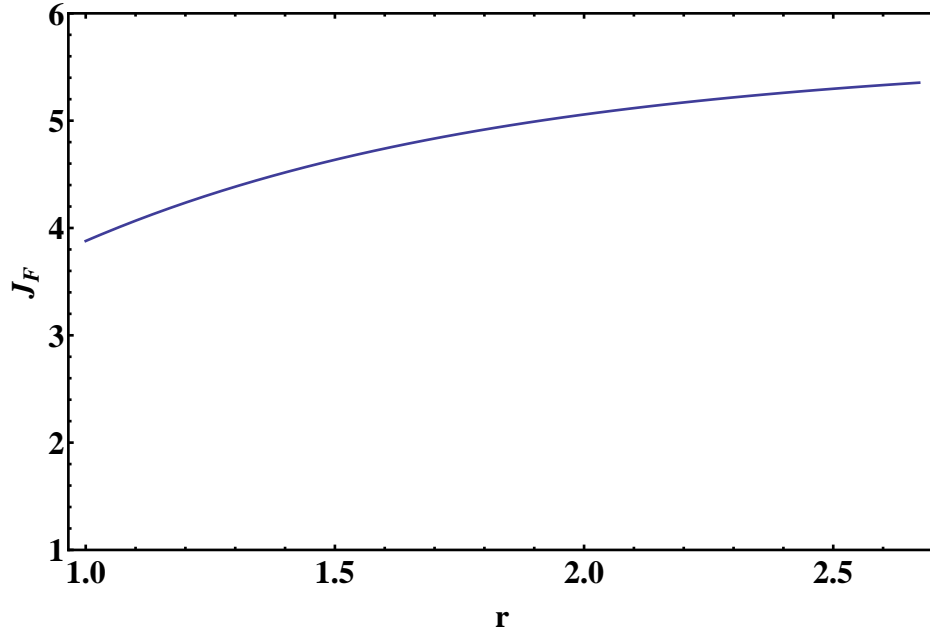


FIGURE 4.17 – Variation du taux de gonflage du gel dans l'espace. La tension de surface est $\sigma = 10^{-4}$, le rayon initial est $B = 1.5$ et le potentiel chimique est $\mu = 1.5$, ce qui donne un rayon déformé $b = 2.7$.

Finalement, la pression à l'intérieur du disque interne est donnée par :

$$p_I = \mu_I + \frac{\mu}{v} \lambda_{II\theta}(1) + \mu_{II} \left(\frac{1}{\lambda_{IIr}(1)} - \lambda_{IIr}(1) \right). \quad (4.22)$$

On trace également dans la figure 4.18 les composantes non nulles T_{IIrr} et $T_{II\theta\theta}$ du champ de contraintes dont les formules sont :

$$T_{IIrr} = \mu_{II} \left(\frac{\lambda_{IIr}(r)}{\lambda_{II\theta}(r)} - \frac{1}{\lambda_{II\theta}(r)\lambda_{IIr}(r)} \right) - \frac{\mu}{v}, \quad (4.23)$$

$$T_{II\theta\theta} = \mu_{II} \left(\frac{\lambda_{II\theta}(r)}{\lambda_{IIr}(r)} - \frac{1}{\lambda_{II\theta}(r)\lambda_{IIr}(r)} \right) - \frac{\mu}{v}. \quad (4.24)$$

Le lecteur est invité à comparer ces courbes avec celles dérivées dans le cadre du modèle à volume fixé (figure 3.17). Dans la situation présentée sur les courbes des figures 4.18 et 3.17, on a choisi respectivement des potentiels chimiques et des variations de volume résultant en un rayon déformé identique pour permettre la comparaison. Si ces figures sont relativement similaires, on notera que la contrainte orthoradiale (compressive lors du gonflage) est plus faible près du cœur que sa contrepartie à volume fixée. Cela est une conséquence de l'hétérogénéité du processus de gonflage. Par conséquent, cette compression varie peu dans la direction transverse. Ce phénomène intéressant, où le gonflage est modulé par la contrainte, est à rapprocher de la croissance biologique qui, comme dans le cas des artères ou de certaines pathologies cardiaques (Göktepe *et al.* 2010), tend à homogénéiser le champ de contraintes.

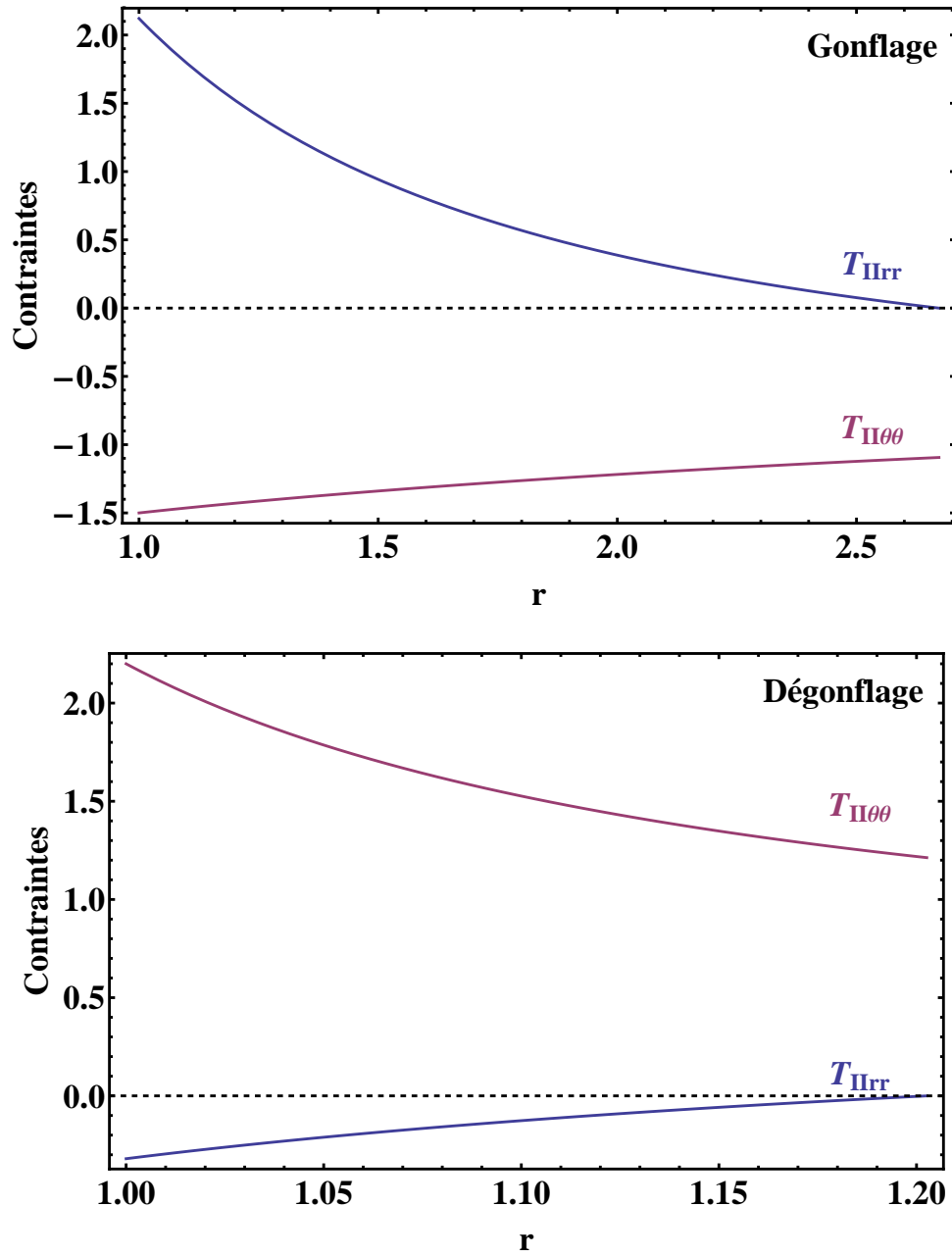


FIGURE 4.18 – Tracé des deux composantes non nulles dans l’anneau T_{IIrr} et $T_{II\theta\theta}$, respectivement composantes radiale et circonférentielle du tenseur de contraintes de Cauchy, exprimées dans la configuration courante. Le rayon extérieur initial est $B = 1.5$, le module d’élasticité est $\mu_{II} = 1$ et la tension de surface est $\sigma = 10^{-4}$. Haut : gonflage. On a choisi un potentiel chimique $\mu = 1.5$, ce qui donne un rayon externe déformé $b = 2.7$. Bas : dégonflage. On a choisi $\mu = -2.2$, ce qui donne un rayon externe déformé $b = 1.2$. La valeur des contraintes $T_{Irr} = T_{I\theta\theta}$ dans le disque interne est donnée par la valeur $T_{IIrr}(1)$.

4.3.2.3 Analyse de stabilité linéaire

On passe maintenant à l'analyse de stabilité linéaire de la solution de base que nous venons de dériver. Dans le disque intérieur, cette analyse est identique et on réutilise les résultats du troisième chapitre. On se concentre donc sur l'analyse de stabilité dans l'anneau. Brièvement, dans le modèle de gonflage, on a $\mathbf{G} = \mathbf{I}$, $\mathbf{A} = \mathbf{F}$ mais, en général, $\det \mathbf{A} \neq 1$. Le tenseur de contrainte nominal incrémental est :

$$\mathbf{S}_0^{(1)} = \mathcal{L} : \mathbf{F}^{(1)} \quad (4.25)$$

et les équations d'équilibre sont :

$$\left(r \frac{\partial \mathcal{L}_{\theta\theta rr}}{\partial r} - \mathcal{L}_{\theta\theta\theta\theta} \right) \frac{u + v_\theta}{r^2} + \mathcal{L}_{\theta r \theta r} \frac{u_{\theta\theta} - v_\theta}{r^2} + \mathcal{L}_{rrrr} u_{rr} + \left(r \frac{\partial \mathcal{L}_{rrrr}}{\partial r} + \mathcal{L}_{rrrr} \right) \frac{u_r}{r} = 0, \quad (4.26)$$

$$\left(r \frac{\partial \mathcal{L}_{r\theta r\theta}}{\partial r} + \mathcal{L}_{r\theta r\theta} \right) v_r + \mathcal{L}_{\theta\theta\theta\theta} \frac{u_\theta + v_{\theta\theta}}{r} + \mathcal{L}_{\theta r \theta r} \frac{u_\theta - v}{r} + r \mathcal{L}_{r\theta r\theta} v_{rr} = 0. \quad (4.27)$$

Dans le cas du gonflage, la relation (1.48) pour le module élastique instantané devient :

$$\mathcal{L} : \mathbf{F}^{(1)} = J_F^{-1} \mathbf{F}^{(0)} \cdot \frac{\partial^2 \mathcal{W}_{II}}{\partial \mathbf{F} \partial \mathbf{F}} \Big|_{\mathbf{F}^{(0)}} \mathbf{F}^{(1)} \mathbf{F}^{(0)}. \quad (4.28)$$

Dans l'anneau, les composantes non nulles du tenseur \mathcal{L} sont :

$$\mathcal{L}_{rrrr} = \mu_{II} \frac{1 + \lambda_{IIr}^2}{\lambda_{IIr} \lambda_{II\theta}}, \quad \mathcal{L}_{\theta\theta\theta\theta} = \mu_{II} \frac{1 + \lambda_{II\theta}^2}{\lambda_{IIr} \lambda_{II\theta}}, \quad \mathcal{L}_{r\theta r\theta} = \mu_{II} \frac{\lambda_{IIr}}{\lambda_{II\theta}}, \quad (4.29)$$

$$\mathcal{L}_{\theta r \theta r} = \mu_{II} \frac{\lambda_{II\theta}}{\lambda_{IIr}}, \quad \mathcal{L}_{rrr\theta} = \mathcal{L}_{r\theta r\theta} = \mu_{II} \frac{1}{\lambda_{IIr} \lambda_{II\theta}}. \quad (4.30)$$

On postule comme précédemment la séparation des variables pour les composantes du champ de déplacement $u(r, \theta) = u_{II}(r) \cos m\theta$ et $v(r, \theta) = v_{II}(r) \sin m\theta$. On obtient alors les équations d'équilibre :

$$-\frac{\mathcal{L}_{\theta\theta\theta\theta}}{r^2} (u_{II} + mv_{II}) - \frac{m\mathcal{L}_{\theta r \theta r}}{r^2} (mu_{II} + v_{II}) + \mathcal{L}_{rrrr} u_{II}'' + \left(\mathcal{L}_{rrrr} + \frac{\mathcal{L}_{rrrr}}{r} \right) u_{II}' = 0, \quad (4.31)$$

$$(r\mathcal{L}_{r\theta r\theta}' + \mathcal{L}_{r\theta r\theta}) v_{II}' - \frac{m\mathcal{L}_{\theta\theta\theta\theta}}{r} (u_{II} + mv_{II}) - \frac{\mathcal{L}_{\theta r \theta r}}{r} (mu_{II} + v_{II}) + r\mathcal{L}_{r\theta r\theta} v_{II}'' = 0. \quad (4.32)$$

La condition de continuité des contraintes et des déplacements à l'interface anneau/disque nous donne les quatre conditions aux limites suivantes :

$$\left. \begin{aligned} u_{II} &= u_I \\ v_{II} &= v_I \\ \mathcal{L}_{rrrr} u_{II}' - \frac{\mu}{v} (u_{II} + mv_{II}) &= \left(\mu_I + p_I^{(0)} \right) u_I' - p_I \\ \mathcal{L}_{r\theta r\theta} v_{II}' - \left(\frac{\mu}{v} + \mathcal{L}_{r\theta r\theta} \right) (v_{II} + mu_{II}) &= \mu_I \left(-\frac{2u_I' + ru_I''}{m} \right) + \frac{p_I^{(0)}}{m} (u_I' - (m^2 - 1) \frac{u_I}{r}) \end{aligned} \right\} \text{ en } r = 1. \quad (4.33)$$

D'autre part, l'annulation des contraintes à la frontière libre se traduit par l'équation :

$$(\mathbf{S}_0^{(1)})^T \vec{n} = \left(\frac{\mu}{v} - \sigma k^{(0)} \right) \text{Tr} \mathbf{F}^{(1)} \vec{n} - \left(\frac{\mu}{v} - \sigma k^{(0)} \right) (\mathbf{F}^{(1)})^T \vec{n} - \sigma k^{(1)} \vec{n}. \quad (4.34)$$

Ce qui implique :

$$\left. \begin{aligned} \mathcal{L}_{rrrr} u'_{II} - \frac{\mu}{vb} (u_{II} + mv_{II}) + \frac{m\sigma}{b^2} (v_{II} + mu_{II}) &= 0 \\ \mathcal{L}_{r\theta r\theta} v'_{II} - \left(\mu + \mathcal{L}_{r\theta\theta r} - \frac{\sigma}{b} \right) \frac{v_{II} + mu_{II}}{b} &= 0 \end{aligned} \right\} \text{ en } r = b. \quad (4.35)$$

L'intégration numérique des équations (4.31) et (4.32), soumises à des conditions aux limites indépendantes et arbitraires nous donne quatre fonctions linéairement indépendantes :

$$u_{II} = C_1 g_1 + C_2 g_2 + C_3 g_3 + C_4 g_4, \quad (4.36)$$

$$v_{II} = C_1 h_1 + C_2 h_2 + C_3 h_3 + C_4 h_4. \quad (4.37)$$

En injectant cette solution dans (4.35)-(4.33), ainsi que la solution (3.54) pour le disque interne, on trouve l'équation suivante pour le vecteur $\vec{C} = \{C_1, C_2, C_3, C_4, C_5, C_6\}$:

$$\mathbf{M}_s \left(m, B, \frac{\mu_I}{\mu_{II}}, \frac{\mu}{v\mu_{II}}, \frac{\sigma}{\mu_{II}} \right) \cdot \vec{C} = \vec{0}. \quad (4.38)$$

Comme précédemment, on introduit une fonction \mathcal{S} définie par :

$$\mathcal{S} \left(m, B, \frac{\mu_I}{\mu_{II}}, \frac{\mu}{v\mu_{II}}, \frac{\sigma}{\mu_{II}} \right) = \det \mathbf{M}_s \left(m, B, \frac{\mu_I}{\mu_{II}}, \frac{\mu}{v\mu_{II}}, \frac{\sigma}{\mu_{II}} \right). \quad (4.39)$$

L'étude des zéros de la fonction \mathcal{S} donne les courbes de stabilité marginale du système.

4.3.3 Interprétation des résultats expérimentaux

Pour les mêmes raisons que précédemment, on utilise l'épaisseur courante $h = b - 1$ et la longueur d'onde $\lambda = 2\pi/m$ respectivement comme paramètres de contrôle et d'ordre. On trace sur la figure 4.19 les courbes de stabilité marginale en fixant toujours la tension de surface $\sigma/\mu_{II} = 10^{-4}$. En premier lieu notons que, dans le cadre de ce modèle poroélastique, les seuils à atteindre pour observer une instabilité sont bien plus faibles (d'environ un facteur 2) que leurs contreparties calculées dans le modèle à volume imposé. Cela étant vrai même dans la limite $H \rightarrow 0$, on peut supposer que cela n'est pas du à l'hétérogénéité du processus de gonflage mais plutôt au fait que le gonflage, même homogène, est énergétiquement coûteux, par opposition avec la croissance biologique. Deuxièmement, pour la gamme d'épaisseur considérée ici ($0 < H < 1$), le modèle prédit l'existence de deux phases : une instabilité de flambage étendue (de type Euler) et une instabilité condensée dont la longueur d'onde est indépendante du rapport élastique μ_I/μ_{II} . En particulier, on ne prédit pas l'émergence d'une instabilité condensée à la frontière interne. Cela peut se comprendre par l'hétérogénéité du processus de variation de volume. On a en effet mentionné précédemment que le couplage entre le gonflage et les contraintes fournissait un mécanisme de saturation qui tend à homogénéiser le champ de contraintes et empêche la formation d'un fort gradient de compression

dans la direction radiale. Par conséquent, le système n'entre pas dans un régime où l'instabilité serait condensée à l'interface anneau/disque (au moins pour la gamme d'épaisseur étudiée ici).

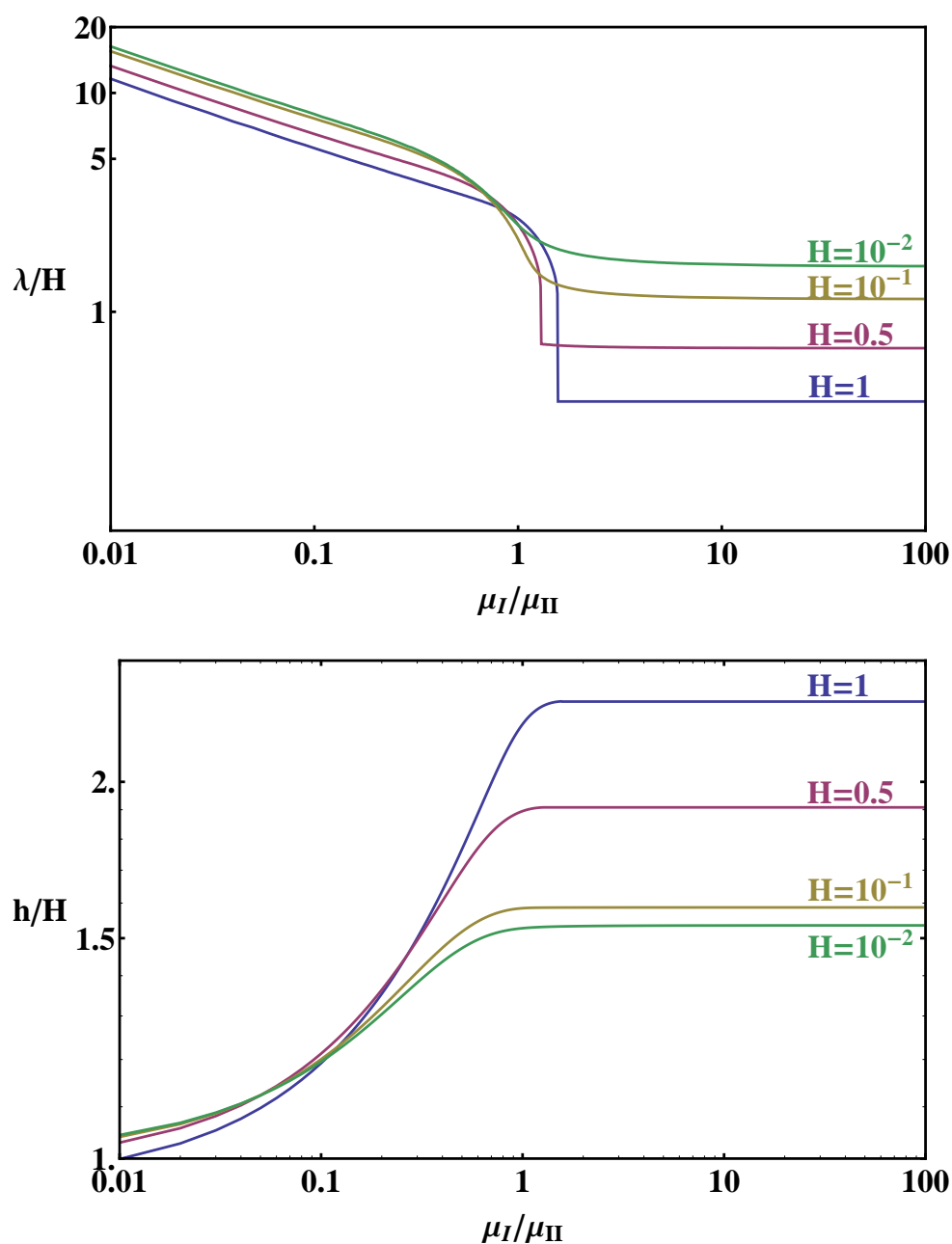


FIGURE 4.19 – Longueur d'onde sélectionnée (en haut) et seuil correspondant (en bas), en fonction du rapport élastique μ_I/μ_{II} , dans le modèle poroélastique. La tension de surface est $\sigma/\mu_{II} = 10^{-4}$. On a tracé les courbes pour quatre valeurs différentes de l'épaisseur initiale $H = 10^{-2}, 10^{-1}, 0.5, 1$.

Ces observations sont qualitativement en accord avec les résultats expérimentaux. A titre de comparaison, on trace dans la figure 4.20 ci dessous les structures prédites pour une même épaisseur initiale $H = 0.13 \sim 0.14$ et quelques valeurs (0.25, 0.5, 1 et 6) du paramètre élastique μ_I/μ_{II} .

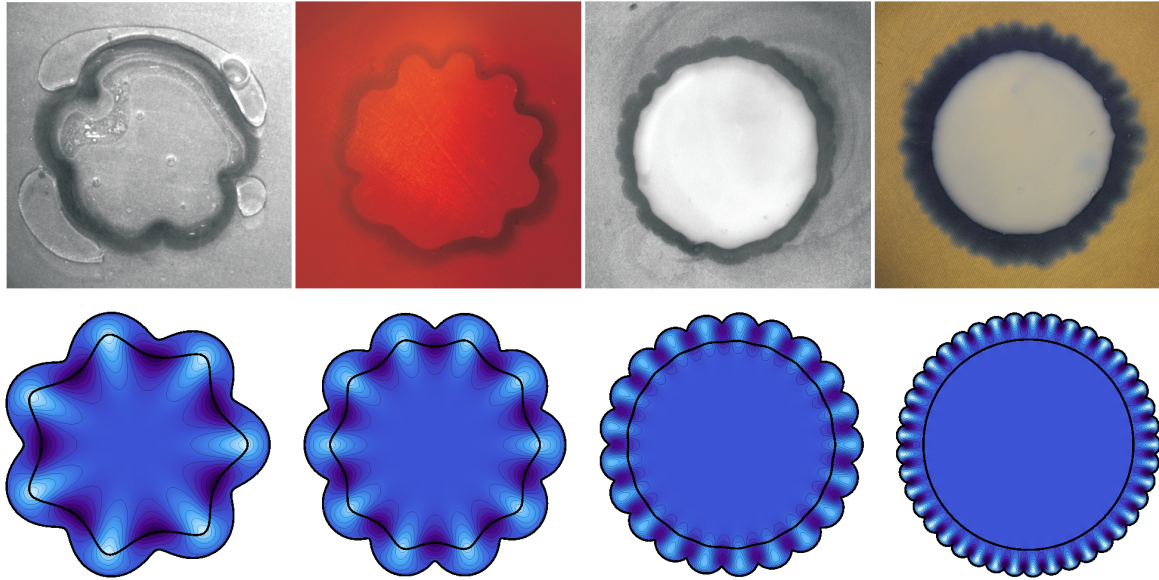


FIGURE 4.20 – Structures observées (haut) et prédictions théoriques (bas) pour une même épaisseur initiale $H = 0.13 \sim 0.14$ et quelques valeurs (de gauche à droite 0.25, 0.5, 1 et 6) du paramètre élastique μ_I/μ_{II} . L'amplitude des résultats théoriques est arbitraire.

Afin de comparer plus quantitativement les observations et le modèle, on présente l'ensemble des résultats expérimentaux sur la figure 4.21, accompagnés des courbes théoriques qui correspondent aux valeurs $H = 0$ et $H = 1$ qui bornent nos résultats. On observe que l'accord est bon. Contrairement au modèle à volume fixé, on prédit correctement la longueur d'onde observée ainsi que la valeur de transition entre les deux régimes ($\mu_I/\mu_{II} \sim 1$). On a également tracé sur la courbe la valeur expérimentale obtenue par Sultan et Boudaoud (2008). Que l'on utilise pour le paramètre élastique la valeur que les auteurs ont mesurée après gonflage ($\mu_I/\mu_{II} = 0.29$) ou la valeur estimée avant gonflage sur la base de la composition chimique de leurs gels ($\mu_I/\mu_{II} = 0.63$)², l'accord avec le modèle poroélastique est tout à fait correct.

Observons de plus que ce modèle prédit l'émergence de la structure condensée à la frontière libre à une valeur seuil deux fois plus petite que la valeur donnée par le modèle de Kröner-Lee, en accord avec les valeurs rapportées par Trujillo *et al.* (2008). Dans le cadre de ce modèle, il est également possible d'effectuer une analyse asymptotique (voir annexe du chapitre) dans le cas des anneaux infiniment minces ($H \rightarrow 0$). On obtient alors une équation explicite (transcendantale) donnant la valeur du seuil et de la longueur d'onde sélectionnée.

2. Par cohérence avec nos propres mesures, on a utilisé cette dernière valeur dans le graphe 4.21.

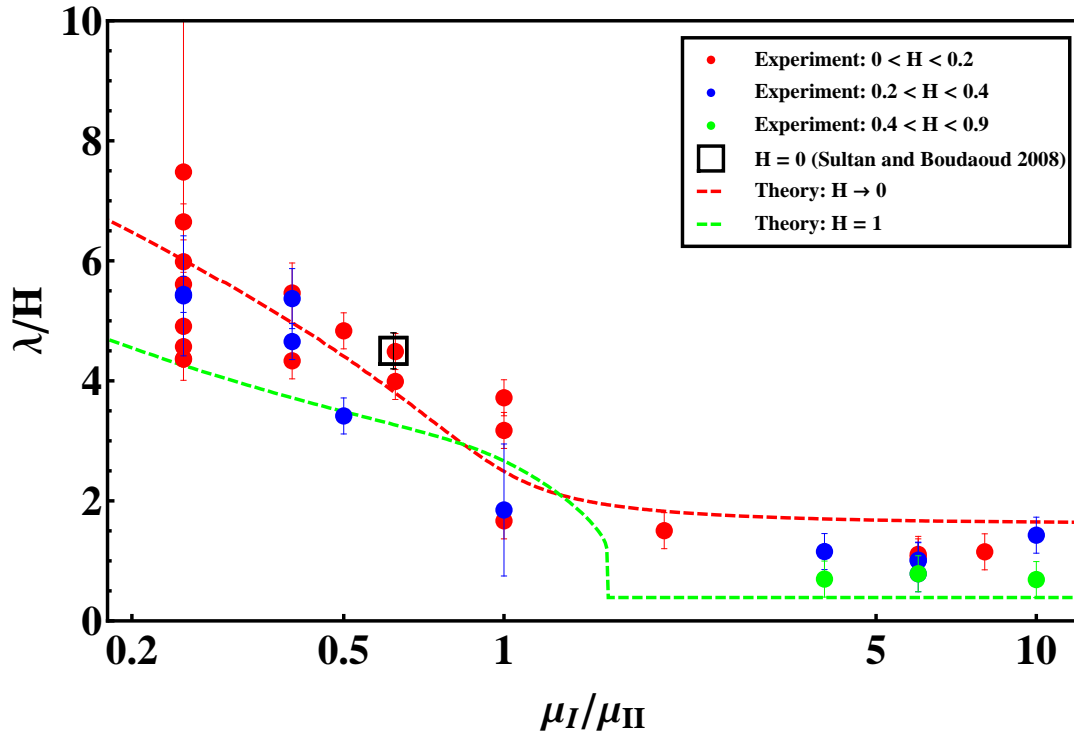


FIGURE 4.21 – Résultats expérimentaux et comparaison avec le modèle poroélastique.

Comme précédemment, on peut extraire de cette expression des lois d'échelle dans les limites de cœur mou ($\mu_I/\mu_{II} \ll 1$) ou dur ($\mu_I/\mu_{II} \gg 1$). Dans le premier cas, on trouve la loi suivante :

$$\text{Pour } \frac{\mu_I}{\mu_{II}} \ll 1, \quad \frac{\lambda}{H} = \frac{2\pi}{6^{1/3}} \left(\frac{\mu_I}{\mu_{II}} \right)^{-1/3} \quad \text{et} \quad \frac{h_{\text{seuil}}}{H} = 1 + \frac{3^{2/3}}{2^{4/3}} \left(\frac{\mu_I}{\mu_{II}} \right)^{2/3}. \quad (4.40)$$

Cette dernière valeur est très proche de la valeur obtenue par régression des mesures expérimentales (4.1). Cela indique que la valeur asymptotique que l'on dérive dans le cadre de cette théorie est une excellente approximation et reste proche de la valeur exacte, même lorsque l'on s'approche de la valeur de transition $\mu_I/\mu_{II} \sim 1$. Pour s'en convaincre, on trace dans la figure 4.22 la longueur d'onde exacte dans la limite $H \rightarrow 0$ et la loi d'échelle asymptotique (4.40). Dans ce cas, et à la différence du modèle précédent (voir les figures 3.21 et 3.22), l'accord avec la valeur asymptotique est très bon sur l'ensemble du régime de flambage ($\mu_I/\mu_{II} < 0.5$) avec une erreur relative entre l'approximation et la valeur exacte de moins de 10 %.

Dans le régime de cœur dur ($\mu_I/\mu_{II} \gg 1$), la sélection de la longueur d'onde résulte d'une compétition entre l'élasticité de l'anneau et la tension de surface et on obtient la loi d'échelle (4.41). Pour une couche d'épaisseur 1 mm et une rigidité de 10 kPa, on prédit une longueur d'onde comprise entre 0.71 et 1.14 mm, soit une valeur extrêmement proche de celle prédite

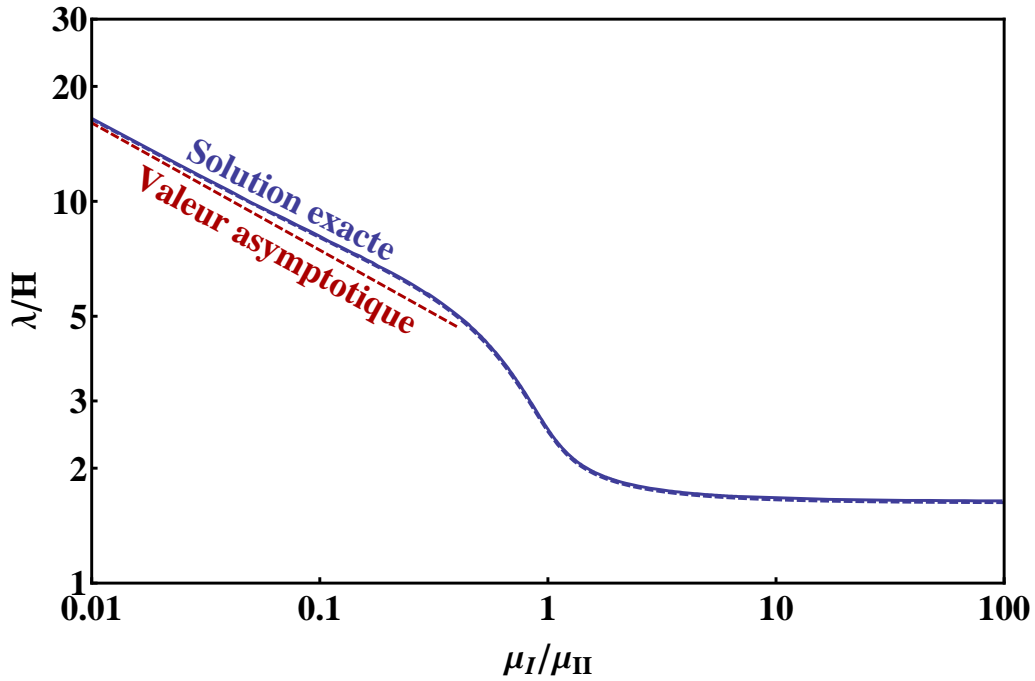


FIGURE 4.22 – Longueur d’onde sélectionnée en fonction du rapport élastique μ_I/μ_{II} , dans la limite des anneaux minces pour le modèle poroélastique. La tension de surface est $\sigma/\mu_{II} = 10^{-4}$. La courbe bleue en trait plein correspond à $H = 10^{-2}$. La courbe bleue en pointillés correspond au résultat analytique pour $H \rightarrow 0$. La courbe rouge en pointillés donne le résultat asymptotique au premier ordre en μ_I/μ_{II} , voir formule (4.40).

par le modèle de Kröner-Lee. Le seuil d’émergence de cette instabilité, en revanche, est divisé par deux et passe d’environ 3 à 1.5.

$$\text{Pour } \frac{\mu_I}{\mu_{II}} \gg 1, \quad \frac{\lambda}{H} = 4\pi / \log \left[\frac{44.953}{d} \right] \quad \text{et} \quad \frac{h_{\text{seuil}}}{H} = 1.508 + 0.446d \log \left(\frac{44.953}{d} \right). \quad (4.41)$$

D’autre part, on peut également extraire différentes informations concernant le degré d’asymétrie de la solution et mettre en évidence le phénomène de condensation en traçant les amplitudes relatives $u_{II}(1)/u_{II}(b)$, comme dans le chapitre précédent. Cependant, ces courbes n’apportent pas qualitativement beaucoup plus d’informations que les précédentes et on ne les présente pas ici. Le lecteur intéressé pourra se référer à l’annexe E pour plus de détails. En tout dernier lieu, on peut s’intéresser à la compression induite par l’instabilité de gonflage. Cette compression $J_F^{(1)}$ est donnée par :

$$J_F^{(1)} = J_F^{(0)} \text{Tr} \left(\mathbf{F}^{(1)} \right). \quad (4.42)$$

La relation d’incompressibilité moléculaire (4.6) permet d’identifier cette variation de compression avec la variation de concentration $C^{(1)}$ en solvant. Bien entendu, la valeur absolue de cette quantité n’est pas donnée par l’analyse de stabilité linéaire mais, ici encore, on peut obtenir la variation relative de cette quantité.

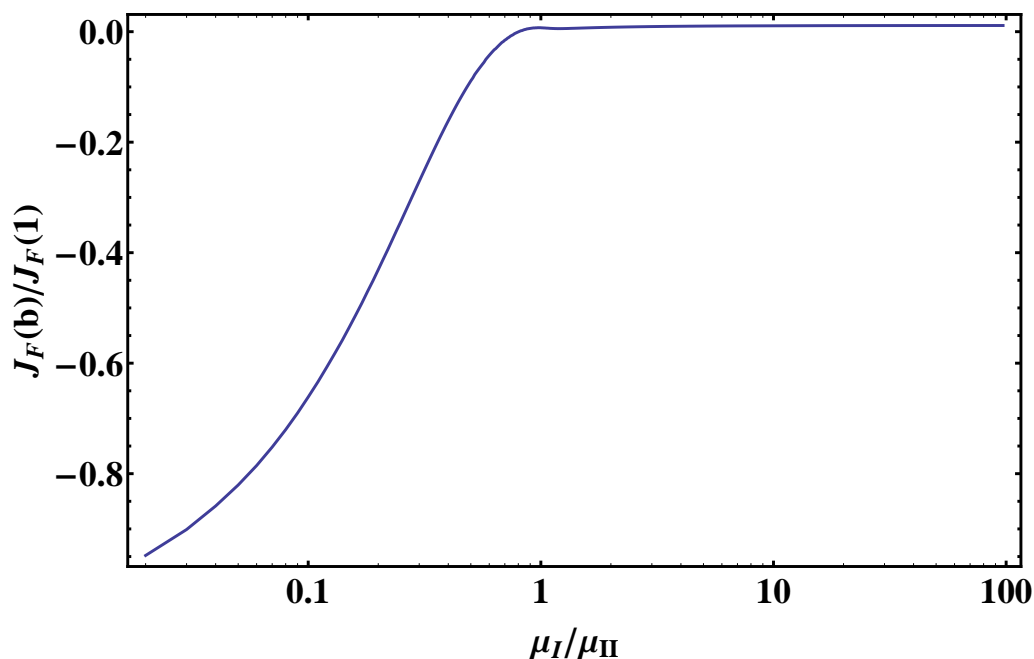


FIGURE 4.23 – Variation relative de la dilatation.

On note sur la figure 4.23 que, dans le régime condensé, la compression à la périphérie $J_F(b)$ augmente bien plus rapidement que la compression près du centre $J_F(1)$. Ce fort gradient de dilatation tend à créer, au niveau de la surface libre, des régions de haute concentration en solvant ou en polymère. Cette séparation des différentes phases que suggère ce résultat peut s'interpréter comme une décomposition spinodale. Bien que l'amplitude de la déformation ne soit pas donnée par notre analyse, il est possible que cette décomposition spinodale ait un impact important sur l'évolution du système en raison de la formation, dans la direction orthoradiale, d'une alternance de zones molles et rigides.

Conclusion du chapitre

Dans ce chapitre, on a mis en place un système expérimental de tumeur modèle. Durant le processus de croissance, le système devient instable. On a observé que cette instabilité pouvait être caractérisée par une grande ou une petite longueur d'onde, une caractéristique également observée dans les tumeurs *in vivo*. D'un point de vue théorique, on note que le modèle très général de Kröner-Lee décrit qualitativement les observations. Néanmoins, il est nécessaire de prendre en compte le détail microscopique du processus de gonflage pour comprendre plus finement les observations. Cela ne signifie pas pour autant que le gonflage des hydrogels reproduit moins fidèlement les aspects mécaniques du développement des tumeurs avasculaires. Au contraire, le gonflage étant un processus influencé par l'état de contrainte du système et, en particulier, entravé par la compression, il est en cela plus proche d'un système biologique

que ne l'est le modèle à volume fixé. D'autre part, le modèle poroélastique que nous avons utilisé pour expliquer les observations s'est révélé capable de reproduire précisément ce couplage entre la croissance et les contraintes, sans soulever les nombreuses difficultés que l'on rencontre habituellement lorsque l'on tente d'incorporer ce couplage dans le formalisme de Kröner-Lee. Cela suggère qu'un modèle poroélastique pourrait être utile pour étudier d'autres situations où ce couplage est un élément crucial du développement. On évoquera d'ailleurs dans les perspectives de travaux futurs une possible unification de ces deux formalismes.

Annexe du chapitre 4 : analyse asymptotique

De façon similaire à l'annexe du troisième chapitre, on peut effectuer une analyse asymptotique. On développe en puissance de H l'équation déterminantale $\mathcal{S}\left(n, H, \frac{\mu_I}{\mu_{II}}, \frac{\mu}{v\mu_{II}}, d\right) = 0$:

$$\mathcal{S}\left(n, H, \frac{\mu_I}{\mu_{II}}, \frac{\mu}{v\mu_{II}}, d\right) = \mathcal{S}^0\left(n, \frac{\mu_I}{\mu_{II}}, \frac{\mu}{v\mu_{II}}, d\right) + \mathcal{O}(H). \quad (4.43)$$

On trouve pour $\mathcal{S}^0\left(n, \frac{\mu_I}{\mu_{II}}, \frac{\mu}{v\mu_{II}}, d\right)$:

$$\begin{aligned} \mathcal{S}^0 = & \epsilon(L) \cosh(n - Ln) - \epsilon(-L) \cosh(n + Ln) + \zeta(L) \sinh(n - Ln) \\ & - \zeta(-L) \sinh(n + Ln) + \eta(L) \end{aligned} \quad (4.44)$$

avec

$$\begin{aligned} \epsilon(L) = & 2(L^5 - 2L^3 - 1)^2 + (L - 1)^3 L (L + 1)^2 (L^2 - 2)^2 nd \frac{\mu_I}{\mu_{II}} \\ & + 2(L - 2) L (L + 1)^2 (L^2 - 2) (-1 + (L - 1)^2 L (L + 1)) \left(\frac{\mu_I}{\mu_{II}}\right)^2, \end{aligned} \quad (4.45)$$

$$\begin{aligned} \zeta(L) = & (L - 1) (L + 1)^2 (L^2 - 2) \left(2 \frac{\mu_I}{\mu_{II}} + L \left(2 (L^4 - 2L^3 + 2L - 2) \frac{\mu_I}{\mu_{II}} \right. \right. \\ & \left. \left. + nd \left(-1 + (L - 1)^2 L (L + 1) + (L - 2) L (L^2 - 2) \left(\frac{\mu_I}{\mu_{II}}\right)^2 \right) \right) \right), \end{aligned} \quad (4.46)$$

$$\eta(L) = 8L^3 (L^2 - 2) \left(1 + (L^2 - 2) \left(\frac{\mu_I}{\mu_{II}}\right)^2 \right), \quad (4.47)$$

$$L = \sqrt{1 + \frac{\mu}{\sqrt{4 + \mu^2}}}. \quad (4.48)$$

Conclusion générale et perspectives

Durant ce travail, on s'est attaché à préciser le rôle de l'élasticité dans le processus de morphogénèse des objets minces. A travers théories et expériences, on a analysé en détail quelques situations très génériques tirées du développement animal et végétal. On s'est également intéressé aux hydrogels dont les propriétés mécaniques proches de celles des tissus vivants et leur capacité à gonfler sont utiles pour étudier la croissance biologique. On rappelle succinctement les principaux résultats de notre travail avant de présenter quelques prolongements possibles.

Résumé des travaux

Déformations spontanées des objets minces

En prenant comme point de départ l'élasticité non linéaire ainsi qu'une théorie très générale décrivant la variation de volume, on a dérivé un modèle permettant de décrire les déformations modérées d'un objet mince soumis à un processus de croissance arbitraire. Les équations résultantes prolongent celles de Föppl et von Kármán à deux égards. Tout d'abord, elles étendent la validité de ce modèle, très largement employé, à tous les matériaux élastiques incompressibles. De plus, on y a incorporé la croissance et on a pu montrer qu'elle introduisait des termes additionnels dont l'interprétation est particulièrement simple et élégante : la croissance induit une courbure de Gauss et une courbure moyenne préférentielles. Ainsi, un processus de croissance hétérogène ou anisotrope conduit spontanément à l'émergence de structures non triviales, même en l'absence de forçage extérieur. A titre d'illustration, on a étudié la croissance du chapeau d'une algue modèle, *Acetabularia acetabulum*, dont on a expliqué la transition morphologique. D'autre part, on a pu montrer théoriquement que la croissance pouvait générer des structures singulières isolées telles qu'un cône. La généralité du modèle de croissance autorise l'emploi de cette théorie dans des situations diverses depuis la dilatation thermique jusqu'au gonflage des hydrogels.

Les tissus stratifiés

Cette grande liberté de déformation dont jouissent de nombreux tissus végétaux minces contraste nettement avec ce que l'on observe dans les tissus animaux. Dans ce dernier cas, les couches minces telles que l'épiderme sont rigidement attachées à d'autres milieux élastiques dont les propriétés mécaniques sont généralement différentes. Cette structure stratifiée constitue un confinement important qui restreint fortement les structures atteignables. Cette contrainte est telle que, en deux dimensions, la forme des déformations est indépendante de la distribution de la croissance si le substrat est mou. Seule la quantité totale de matière ajoutée entre en compte et son rôle se borne à fixer l'amplitude des déformations. Néanmoins, l'hypothèse de substrat mou n'étant pas toujours vérifiée de manière univoque par les systèmes biologiques, on a choisi de relaxer cette hypothèse et d'en explorer les conséquences. Cette relaxation permet en particulier de décrire des structures présentant d'importantes variations dans l'épaisseur de la couche mince en croissance. On a alors prédit l'existence d'une transition non triviale, où les ondulations régulières de la couche mince se condensent à la frontière du système. Bien qu'inspiré par la croissance des mélanomes, le problème modèle que nous avons étudié est pertinent pour de très nombreuses situations, qu'elles soient d'inspiration biologique ou plus appliquée (Genzer *et al.* 2006). En particulier, nous avons établi une expression analytique donnant la longueur d'onde et le seuil sélectionnés dans la limite d'une couche mince initialement plane sur un substrat infiniment épais.

Les hydrogels

Dans un dernier temps, nous nous sommes penchés sur la mise en place d'un dispositif expérimental pour tester les prédictions de notre modèle mécanique simple de développement

des mélanomes. Cette comparaison avec l'expérience s'est révélé particulièrement fructueuse et instructive. On a clairement pu mettre en évidence une transition entre une instabilité de flambage de type Euler et une instabilité condensée à la frontière libre du système. Néanmoins, les écarts entre expériences et théorie nous ont conduits vers une inspection plus détaillée des aspects microscopiques du processus de gonflage. En effet, le gonflage est caractérisé par la migration d'un liquide dans un milieu poreux très dilué, ce qui le distingue de la création de matière solide qui caractérise la croissance biologique et qui est à la source de l'hypothèse de [Rodriguez *et al.* \(1994\)](#). En particulier, on observe que le gonflage est un processus influencé par l'état de contrainte du système. Ce degré de liberté additionnel est correctement décrit par un modèle poroélastique et on note dans ce cas un très bon accord entre les mesures expérimentales et les prédictions théoriques. Ce modèle nous a également permis de rendre compte d'un certain nombre d'observations expérimentales jusqu'ici relativement peu comprises. Notons enfin que l'existence d'une inhibition de la croissance par les contraintes est une propriété également partagée par les tissus biologiques mais absente de l'approche de [Rodriguez *et al.* \(1994\)](#). D'un point de vue expérimental, cela ne peut que renforcer l'emploi des hydrogels comme substituts des tissus vivants et on pourrait envisager d'exploiter cette propriété pour étudier l'influence du couplage croissance/contraintes dans d'autres phénomènes de morphogénèse.

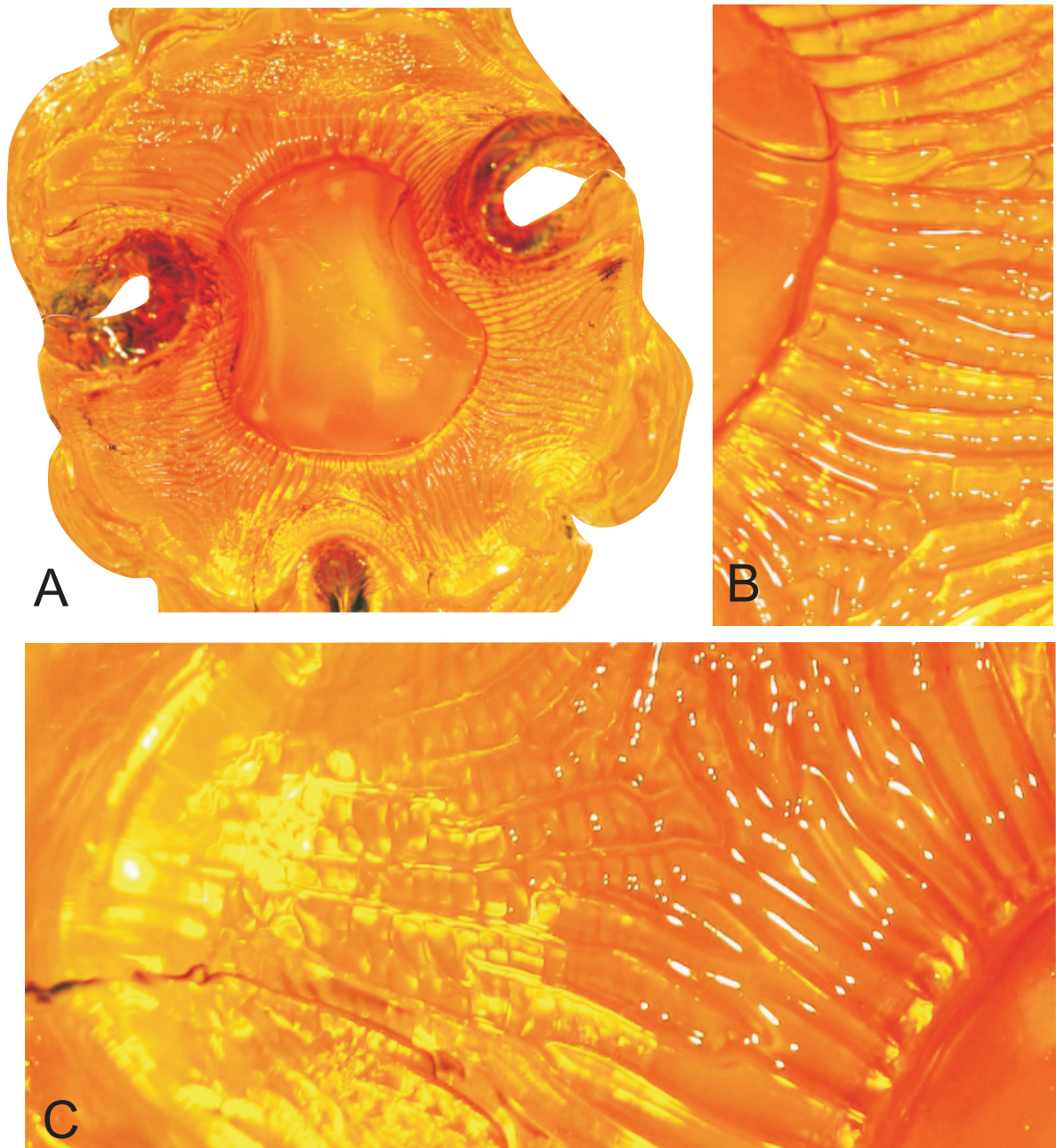
Perspectives

Parallèlement à ces avancées, différentes questions ont surgi naturellement et on présente maintenant quelques-uns de ces prolongements potentiels.

Formation d'un réseau de nervures artificielles ?

Cette perspective de travail fait suite à une observation effectuée lors de nos expériences sur les hydrogels. On a étudié dans la quatrième chapitre la croissance d'un anneau gonflant, chimiquement attaché à un disque de gel ne gonflant pas. Durant l'expérience, les déplacements du système sont essentiellement confinés dans un plan. Maintenant, les observations additionnelles concernent ce qui se passe lorsque l'on ouvre la cellule, après avoir retiré le système de son bain de solvant. L'expérience illustrée ci-après, d'une épaisseur initiale de 5 mm (en fait, une des expériences préliminaires, effectuée entre deux plaques de verre), en est un exemple. Dans un premier temps, on observe que le système flambe hors du plan dans lequel il était contraint (image A). Cela se comprend aisément et résulte du faible coût des déformations de flexion par rapport aux déformations dans le plan. En inspectant plus précisément le système, on observe à la surface de l'anneau des ondulations qui donnent à l'anneau un aspect ridé (image B). Celles-ci sont régulièrement espacées, avec une distance caractéristique entre deux plis légèrement inférieure à l'épaisseur initiale du système. Ces ondulations sont dues à la compression orthoradiale qui n'est que partiellement éliminée par le flambage hors du plan. D'autre part, la forme de ces ondulations est particulièrement distincte de celle des plis observés précédemment et on a représenté schématiquement ces deux types de structures.

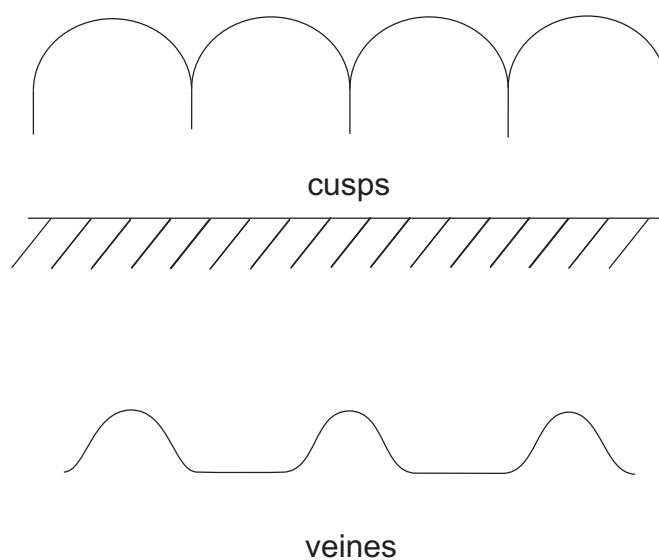
Cette forme de veine à la surface du gel suggère que cette instabilité est une instabilité de



Aspect du système à l'issue de l'expérience.

flambage secondaire due à la compression résiduelle, qui ne s'étend pas à travers l'ensemble de l'épaisseur, probablement à cause du poids important, ainsi qu'à l'effet de succion qui tend à coller le système sur la plaque en verre sur lequel il repose. La première question

que l'on peut dès lors se poser concerne l'existence (ou non) d'une éventuelle transition vers une structure plus singulière, de type condensée, lorsque l'épaisseur du système devient plus importante. Toutefois, l'observation la plus intrigante est la suivante. On distingue, entre les oscillations que nous venons de mentionner, l'existence d'autres renflements, positionnés de manière transversale aux ondulations secondaires. Cette troisième série d'ondulations est donc alignée de façon orthoradiale et définit avec les veines secondaires des secteurs rectangulaires (figure C).



Représentation schématique des structures observées.

L'origine de cette dernière instabilité est plus complexe à comprendre et on peut envisager plusieurs hypothèses. Elle pourrait être due à une compression radiale qui rendrait instable les régions entre les veines. Cela est toutefois improbable car l'anneau est initialement en tension radiale. Si toutefois l'épaississement du système (qui permet de relâcher partiellement les contraintes), combiné au flambage hors du plan, était capable d'induire une zone de tension orthoradiale (et donc en compression radiale), on s'attendrait plutôt à voir une zone avec des rides dans la direction radiale, près du centre, suivie d'une zone en périphérie avec des rides parallèles à la frontière libre avec une région de raccord plus complexe entre les deux. Bien qu'en effet on voit sur les figures B et C un certain nombre de dislocations et des problèmes de raccord, notamment dans les zones où le système est fortement courbé et sort du plan, on n'observe pas l'existence de deux régions distinctes. De plus, on s'attendrait à ce que les rides radiales deviennent instables dans cette zone et ondulent en formant un motif en chevrons (de l'anglais *herringbone*), comme montré par [Chen et Hutchinson \(2004\)](#). Cela ne correspond pas à ce qui est observé. Une autre explication qui, soulignons-le, est à ce stade purement spéculative serait liée au transport de la phase liquide. Plus précisément, lorsque l'on ouvre le système, celui-ci se déforme et s'épaissit (quasi-)instantanément et cela correspond à une réorganisation locale des petites molécules de solvant et des macromolécules de

polymères. Ce processus de réorganisation s'effectue aux temps courts et peut être correctement décrit comme la déformation élastique d'un solide incompressible. Les petites molécules peuvent cependant se réorganiser de manière non locale grâce à des phénomènes de transport et conduisent vers un état d'énergie élastique plus faible en dissipant l'énergie par frottement entre la phase liquide et la phase solide. Ce phénomène, appelé relaxation, est connu dans les gels (Hong *et al.* 2008). Les molécules de solvant sont poussées des zones de haute compression (près du centre, où l'anneau est comprimé verticalement), diminuant ainsi l'épaisseur près du centre, vers la périphérie où la compression est moindre. On peut ainsi supposer que le transport s'effectue préférentiellement dans les veines de surface, où la compression est la moins élevée. Cela conduirait à la formation d'un doigt mince poussé vers la périphérie du système dont le frottement avec la phase solide pourrait donner lieu à l'instabilité transverse que l'on observe. Des expériences supplémentaires seraient les bienvenues pour comprendre plus précisément la formation de ces nervures.

Couplage poroélasticité/croissance et application aux plantes

La croissance des plantes offrent un bel exemple d'interaction entre le processus de gonflage et la création de matière solide. En effet, les plantes croissent via une succession d'étapes d'absorption de matière liquide, ce qui étire les parois des cellules, suivie de la déposition de matière sur les parois cellulaires existantes, ainsi que la création éventuelle de nouvelles parois, permettant ainsi une relaxation des contraintes élastiques du système. Serait-il possible de coupler les deux formalismes que nous avons étudiés pour décrire la croissance des végétaux d'un point de vue macroscopique ? L'idée est de considérer les deux relations suivantes pour décrire la variation de volume :

$$\mathbf{F} = \mathbf{A}\mathbf{G} \quad \text{et} \quad \det \mathbf{G} + (\phi - \phi_0 \det \mathbf{G}) = \det \mathbf{F},$$

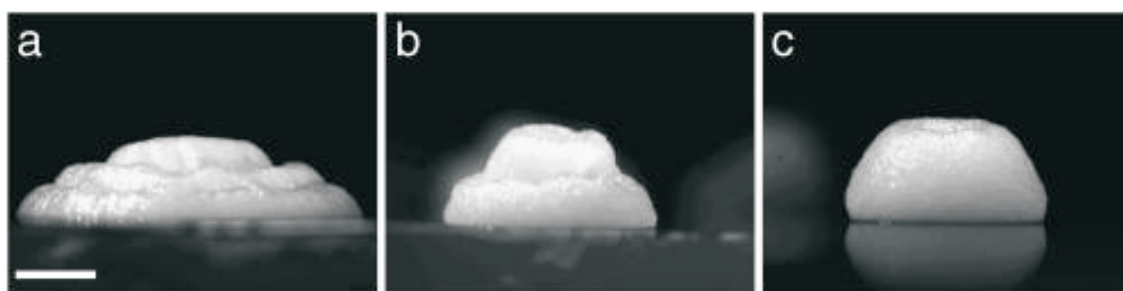
où ϕ et ϕ_0 sont les fractions volumiques de liquide instantanée et de référence et \mathbf{G} est le tenseur qui décrit la variation de matière solide. Les autres symboles ont la même signification que dans ce mémoire. Cette extension permet de retrouver trivialement le modèle poroélastique dans la limite où $\mathbf{G} = \mathbf{I}$ (pas de création de matière solide). Le modèle de croissance se retrouve dans la limite $\mathbf{G} = \phi/\phi_0$, qui s'interprète comme une déformation où le ratio solide/liquide est constant. Ces équations doivent toutefois être complétées par des équations d'évolution pour les composantes \mathbf{G} :

$$\dot{\mathbf{G}} = f(\mathbf{G}, \phi)$$

On pourrait en particulier supposer que la croissance s'effectue au-delà d'un certain seuil de dilatation. Cette approximation permettrait d'incorporer le couplage entre les croissances et les contraintes, via la fraction volumique de liquide. Des mesures précises de croissance de végétaux soumis à des contraintes ont d'ailleurs été effectuées par Renaud Bastien et Stéphane Douady au laboratoire MSC (Matière et Systèmes Complexes) et pourraient constituer un bon support expérimental pour développer une telle théorie.

La croissance des biofilms

Enfin, le troisième sujet que nous aimerions étudier dans un avenir proche concerne la croissance des biofilms. Ceux-ci sont des ensembles de colonies de micro-organismes (bactéries, levures, algues) enchevêtrés dans un réseau de polymères, en contact avec une surface. Les biofilms sont responsables de 65 % des infections nosocomiales et une source majeure de biopollution en milieu industriel. Lorsque les bactéries ne possèdent pas de mécanisme de mobilité intrinsèque, l'expansion du biofilm est due à la croissance et aux interactions physico-chimiques du système avec son environnement. Des expériences effectuées par [Nguyen et al. \(2004\)](#) ont montré que lors de leur développement, des colonies de levures pouvaient devenir instable et développer des morphologies intéressantes.



Instabilités observées lors de la croissance d'une colonie de levure, la figure est tirée de [Nguyen et al. \(2004\)](#).

Cette étude, ainsi que divers travaux expérimentaux, ont souligné l'existence de régimes dans lesquels l'élasticité joue un rôle prépondérant dans le processus de morphogénèse. La nature du biofilm, une mixture de micro-organismes couplée à un réseau élastique très hydraté (la fraction d'eau peut atteindre 90 %), n'est pas sans rappeler les gels que nous avons étudiés durant nos recherches. L'idée de ce projet serait d'étudier précisément comment l'élasticité et l'adhésion cellules/substrat influencent la dynamique de l'étalement des biofilms. Ce travail nous permettrait non seulement de contribuer à la compréhension d'un phénomène intéressant et important, d'apprendre de nouvelles théories sophistiquées telles que les modèles de mixture et enfin de prendre un premier contact expérimental avec un système biologique.



Publication I

Morphogenesis of growing soft tissues

Julien Dervaux et Martine Ben Amar

Phys. Rev. Lett., **101**, 068101 (2008).

Morphogenesis of Growing Soft Tissues

Julien Dervaux and Martine Ben Amar

Laboratoire de Physique Statistique, Ecole Normale Supérieure, 24 rue Lhomond, 75231 Paris Cedex 05, France

(Received 12 December 2007; published 5 August 2008)

Recently, much attention has been given to a noteworthy property of some soft tissues: their ability to grow. Many attempts have been made to model this behavior in biology, chemistry, and physics. Using the theory of finite elasticity, Rodriguez has postulated a multiplicative decomposition of the geometric deformation gradient into a growth-induced part and an elastic one needed to ensure compatibility of the body. In order to fully explore the consequences of this hypothesis, the equations describing thin elastic objects under finite growth are derived. Under appropriate scaling assumptions for the growth rates, the proposed model is of the Föppl–von Kármán type. As an illustration, the circumferential growth of a free hyperelastic disk is studied.

DOI: [10.1103/PhysRevLett.101.068101](https://doi.org/10.1103/PhysRevLett.101.068101)

PACS numbers: 87.19.Ix, 68.55.at, 87.19.R–

Biological tissues are conventionally classified into two categories: hard tissues (e.g., bones or teeth) and soft tissues (e.g., muscles, arteries, tendons, or skin), depending on their mechanical properties. Soft tissues, which typically exhibit anisotropic, nonlinear, inhomogeneous behaviors, are often subject to large stresses and strains. The theory of finite elasticity therefore forms an appropriate framework to describe their properties [1–3], in the absence of viscoelastic effects. Along these lines, much work has been done to establish constitutive relationships for specific biological materials such as the skin, blood vessels, lung, brain, liver, and kidney [3,4], although computing stresses and strains under applied external loads remains a difficult task.

Observation of biological tissues has revealed the existence of internal stresses, even in the absence of external loads. These residual stresses are induced by growth [2] and affect the geometrical properties of tissues. Soft tissues may undergo volumetric growth [5,6] depending on space, orientation, and the state of stress within the body. Growth is a complex process involving biochemical and physical reactions at many different length and time scales that occur through cell division, cell enlargement, secretion of extracellular matrix, or accretion at surfaces. The removal of mass is referred to as atrophy and occurs through cell death, cell shrinkage, or resorption. Because of completely different time scales between relaxation via viscoelastic effects and the growth process itself which is assumed very slow, the total deformation of the body is only due to both change of mass and elastic deformations [7–12].

Before (respectively, after) the deformation, the body is in the reference (respectively, current) configuration, and the place of each material point is denoted by \mathbf{X} (respectively, \mathbf{x}). We define the geometric deformation tensor by $\mathbf{F} = \partial \mathbf{x} / \partial \mathbf{X}$ to describe locally the overall deformation process. In order to model the growth process, we follow Rodriguez, Hoger, and McCulloch [13] in making the following three assumptions: (i) There exists a zero-stress reference state; (ii) the geometric deformation gradient \mathbf{F}

admits a multiplicative decomposition of the form $\mathbf{F} = \mathbf{A}\mathbf{G}$, where \mathbf{G} is a growth tensor describing the change in mass and \mathbf{A} an elastic tensor characterizing the reorganization of the body needed to ensure compatibility (no overlap) and integrity (no cavitation) of the body; (iii) the response function of the material depends only on the elastic part of the total deformation. Despite its simplicity, the Rodriguez theory is yet to be investigated, because of the complexity of finite elasticity although inhomogeneous and anisotropic growth has been studied in details in some simple geometry [14,15]. More sophisticated and time-dependent approaches also based on the Rodriguez hypothesis have been achieved for spheroids and cylinders [16,17]. Here we focus on growing thin samples subject to slow growth-induced finite displacements, and we assume that the sample has time to relax to its equilibrium shape. This reduction of dimensionality allows us to derive the equilibrium equations whatever the constitutive laws of the tissues.

Under appropriate scaling assumptions, the resulting equations are found to be an extension of the well-known Föppl–von Kármán (FvK) model, a powerful theory for buckling instabilities, that are widely diffused in nature (Fig. 2), but which is also able to explain complex post-buckling phenomena such as crumpling. Experimentally, it has been shown that growth may affect curvature in various systems. In growing gels, both homogeneous growth under constraints [18] and free inhomogeneous growth [19] have been investigated. Thermal expansion [Fig. 1(a)], as well as desiccation, can also bend an elastic body and cause it to crumple as seen in dead leaves [Fig. 1(c)]. In living tissues, viruses such as the cotton leaf crumple virus (CLCrV) modify the growth process, and infected plants exhibit curled or crumpled leaves [Fig. 1(d)], but buckling can also occur during normal development. Some mushrooms' or algae's caps [Fig. 1(b)] may undergo symmetry breaking and adopt an oscillatory or cup shape. At the cellular level, a new milestone was reached with the discovery of the CINCINNATA gene whose local expression affects growth

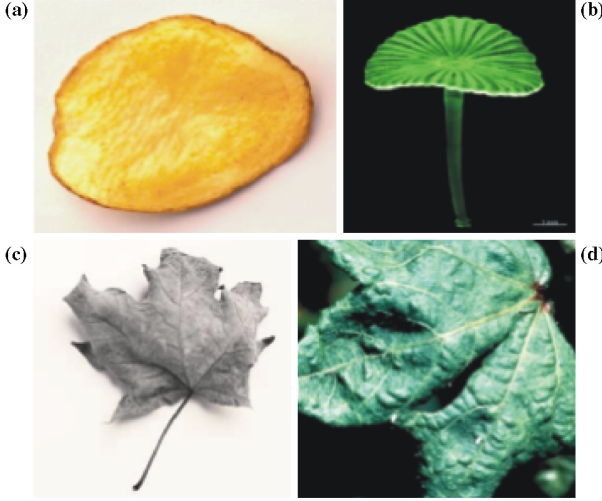


FIG. 1 (color online). A few examples of buckling in nature. (a) A potato chip adopts a saddle shape during frying. (b) *Acetabularia schenckii*: a green algae. (c) A dead leaf. (d) A leaf infected by the CLCrV, known to affect growth and induce curling and the appearance of blisters at the surface of the leaf.

and curvatures of the *Antirrhinum* (snapdragon) leaf [20]. Complementary to the inhomogeneity of growth, anisotropy has been shown to be crucial in the generation of shape. Indeed “a key aspect of shape—petal asymmetry—in the petal lobe of *Antirrhinum* depends on the direction of growth rather than regional differences in growth rate” [21]. To investigate the effects of anisotropy, for which our formalism is well suited, we study the problem of a free elastic disk subject to homogeneous anisotropic growth.

The model.—Since biological soft tissues have a high volume fraction of water, they are elastically incompressible; in our notation $\det \mathbf{A} = 1$. Furthermore, we assume isotropy of the material for simplicity, and we define a strain energy function: $\mathcal{W} = \sum_{r,s=0}^{\infty} c_{rs} (I_1 - 3)^r \times (I_2 - 3)^s$, I_1 and I_2 being the principal invariants of the tensor $\mathbf{A}^t \mathbf{A}$. Any of the common constitutive relationships can be described by a series of this form [22], at least locally. After the deformation process, the sheet, of lateral size L and thickness H , is described by the displacement field: $\mathbf{u} = \mathbf{x} - \mathbf{X}$, and we define $\zeta(X, Y) = u_z(X, Y, 0)$ as the displacement of the middle surface that we assume smaller than L . When the growth rates $g_{ij} = G_{ij} - \delta_{ij}$ are in the range of or less than (ζ/L) when one of the indices is 3 and $(\zeta/L)^2$ otherwise, the scaling of the induced strains falls inside the domain of validity of the FvK model. Since $H \ll L$, we also apply the membrane assumption that states $\sigma_{XZ} = \sigma_{YZ} = \sigma_{ZZ} = 0$. Then, using this assumption and to leading orders, we find that all materials behave according to the constitutive equation $\boldsymbol{\sigma} \sim (2Y/3)(\mathbf{E} - p\mathbf{I})$, p being the hydrostatic pressure associated with the incompressibility constraint and \mathbf{E} the in-plane Green tensor. Y , the instantaneous Young modulus, is equal to: $Y = 6(c_{01} + c_{10})$. Thus all thin elas-

tic samples undergoing small (but finite) deflections follow a generalized Hooke’s law whatever the constitutive relationship is, as previously noted in Ref. [23]. The pressure is given by the assumptions $\sigma_{ZZ} = 0$, which implies that $p = E_{ZZ}$. Once these results are established, we derive the equilibrium equations using the principle of minimal energy. They can be written in terms of the off-plane displacement and stresses:

$$D(\Delta^2 \zeta - \Delta \phi) - H \partial_{X_\beta} (\sigma_{\alpha\beta} \partial_{X_\alpha} \zeta) = P, \quad (1a)$$

$$\partial_{X_\beta} \sigma_{\alpha\beta} = 0, \quad (1b)$$

where the Einstein summation convention is used, indices run from 1 to 2, $D = YH^3/9$ is the bending rigidity of the plate, and ϕ is a source of mean curvature linked to the growth tensor via $\phi = \text{Div}(\mathbf{G}\mathbf{G}^t) \cdot \mathbf{e}_z$. Δ and Δ^2 mean, respectively, the Laplacian and the bi-Laplacian operator, and P is a possible external loading pressure acting on the plate. At this stage, except from the induced average curvature ϕ , we recover the FvK equations [24], and we can transform this system (1a) and (1b) with the help of the Airy potential defined by: $\sigma_{\alpha\beta} = \epsilon^{\alpha,\delta} \epsilon^{\beta,\gamma} \partial^2 \chi / \partial X_\delta \partial X_\gamma$ ($\epsilon^{\alpha,\delta}$ being the Levi-Civita tensor). With χ , we derive

$$D(\Delta^2 \zeta - \Delta \phi) - 2H[\chi, \zeta] = P, \quad (2a)$$

$$\Delta^2 \chi + E([\zeta, \zeta] - \psi) = 0, \quad (2b)$$

where the $[\cdot, \cdot]$ operator is defined in Refs. [24,25] and the function ψ appearing in (2) is a source of Gaussian curvature. It is the Gaussian curvature of the distorted surface whose first fundamental form is given by $dx^2 = G_{\alpha\beta} G_{\alpha\gamma} dX_\beta dX_\gamma$ [26]. Calculated to leading orders using Brioschi’s formula and the Gauss-Bonnet theorem [26], its value in the Cartesian coordinate system is given explicitly in Ref. [25] for an arbitrary nondiagonal growth tensor G . The fact that ψ is a Gaussian curvature while ϕ is the z component of the divergence of a tensor proves that both quantities are intrinsic quantities associated to the growth tensor and are independent of the choice of coordinate systems as it is the case for all operators in the Föppl–von Kármán equations.

The sets of equilibrium equations (1) and (2) are a generalization of the well-known FvK theory of thin plates, to which they reduce in absence of growth, i.e., $\mathbf{G} = \mathbf{I}$ ($\phi = \psi = 0$). For large deformations ($\zeta \gg H$), the problem can be simplified. Indeed, the bending term $D(\Delta^2 \zeta - \Delta \phi)$ can be neglected, and a solution that cancels the in-plane stresses is a solution of $[\zeta, \zeta] = \psi$, called a Monge–Ampère equation. Once this equation is solved, the parameters appearing in this solution can be selected through minimization of the bending energy. For moderate deflections, i.e., $\zeta \sim H$, both bending and stretching terms are of the same order, and the solution of zero energy is a surface with prescribed curvatures, which does not always exist; for example, there is no surface that has positive Gaussian curvature and zero mean curvature. It is known that in-

homogeneous growth can lead to sophisticated surface geometries [19], so we focus the research on anisotropic growth, which has been much less studied.

The free disk.—Consider a disk, of initial radius R_i , subject to anisotropic homogeneous growth, with free boundaries and no external loading. Referring to a cylindrical system of coordinates (R, Θ, Z) , the growth tensor is diagonal and homogeneous: $\mathbf{G} = \text{diag}(1 + g_1, 1 + g_2, 1)$ neglecting the thickening of the plate. If g_1 and g_2 , respectively, the radial and circumferential components of the growth process, are equal, then growth is homogeneous and isotropic, and no residual stress appears: The disk remains flat. The relevant control parameter is $k = g_2 - g_1$. The first case to consider is for $k \ll H^2/R_i^2$ that induces an off-plane displacement ζ much smaller than H and is thus outside the scope of the present theory. When k is of order H^2/R_i^2 , which leads to $\zeta \sim H$, all of the contributions are of the same order, and a linear stability analysis is performed. We look for a solution in which the in-plane fields (displacements U_R and U_Θ and stresses σ_{RR} , $\sigma_{R\Theta}$, and $\sigma_{\Theta\Theta}$) are independent of Θ . The off-plane displacement, however, can depend on Θ . Since the disk is free, the boundary conditions imply that there is no tension or torque at the free edge and reads $\sigma_{RR}(R_i) = \sigma_{R\Theta}(R_i) = 0$. The only convergent solution of (1b) that fulfills these boundary conditions is $\sigma_{RR} = \sigma_{R\Theta} = 0$ leading to $U_R(R) = (2R/3)(g_2/2 + g_1)$, $U_\Theta(R) = 0$, and a nonzero hoop stress $\sigma_{\Theta\Theta} = (-2kY)/3$. Assuming a solution with discrete axial symmetry: $\zeta(\rho, \Theta) = \xi(\rho) \cos(m\Theta)$ (with $\rho = R/R_i$), Eq. (1a) reduces to

$$\rho^4 \xi^{(4)} + 2\rho^3 \xi^{(3)} - (1 + 2m^2)\rho^2 \xi^{(2)} + (1 + 2m^2 + \alpha\rho^2)\rho \xi^{(1)} + (m^4 - 4m^2 - m^2\alpha\rho^2)\xi = 0, \quad (3)$$

where $\alpha = (6kR^2)/H^2$ is a control parameter and $\xi^{(i)}$ is the i th derivative of ξ with respect to ρ . At the free edge ($\rho = 1$), the zero-torque conditions are not affected by the growth process and are described in Ref. [24]. To avoid singularities at $\rho = 0$, we impose $\xi(0) = 0$ and $\xi'(0) = 0$. These boundary conditions, together with Eq. (3), form an eigenvalue problem for the threshold α . Using Frobenius's method [27], we find the four eigenfunctions corresponding to each m . The most unstable mode, occurring when growth is mainly circumferential ($\alpha > 0$), is characterized by $m = 2$ —a saddle shape—with a threshold value of $\alpha = 3.08$. An axially symmetric solution, i.e., $m = 0$, appears when radial growth dominates ($\alpha < 0$), at the threshold value $\alpha = -7.82$. This simple model explains surprisingly well the changes of cap shape that the algae *Acetabularia acetabulum* undergoes during its development. Experiments performed in Ref. [28] show that radial growth occurs in the earliest stage of the development, which leads to a symmetric conical shape. At a later stage, however, circumferential growth predominates to produce the saddle shape (see Fig. 2).

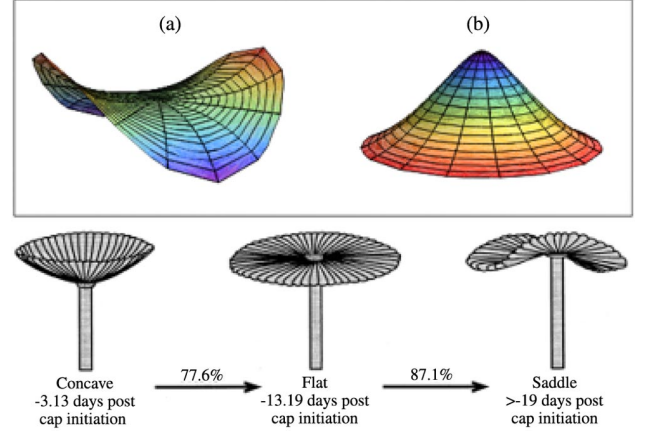


FIG. 2 (color online). Top: The two first destabilized modes. (a) On the left $k > 0$, and the disk adopts a saddle shape, with $m = 2$, at the threshold $\alpha = 3.08$. (b) On the right $k < 0$, and the disk adopts an axially symmetric shape characterized by $m = 0$, at the threshold $\alpha = -7.82$. Bottom: Shape changes in the *Acetabularia* algae; the figures indicate the fraction of algae that undergo the shape transition from an initial population of 85 plants. Picture drawn from Ref. [28].

We now consider large deformations: $1 \gg k \gg H^2/R_i^2$, for which $H \ll \zeta$. Since the stretching contribution is much bigger than the bending energy, we first solve the Monge-Ampère equation $[\zeta, \zeta] = \psi$ in which ψ is given by $\psi = k\delta(\rho)/\rho$ in our case. The general solution is a cone that has zero Gaussian curvature except at the tip of the cone, where the effect of bending becomes important and which would require a more precise treatment [29,30]. We focus only on the outer solution. The equation of the cone is simply $\zeta(\rho, \Theta) = \rho g(\Theta)$. Using this expression, the condition that the Airy potential vanishes everywhere [so (2a) and (2b) are satisfied] gives for the in-plane displacement field:

$$U_\rho = -\frac{\rho}{2} g(\Theta)^2, \quad (4)$$

$$U_\Theta = \frac{\rho}{2} \int^\Theta [g(\Theta)^2 - g'(\Theta)^2 + 2k] d\Theta.$$

Periodicity in the orthoradial displacement implies that $U_\Theta(\rho, 0) = U_\Theta(\rho, 2\pi)$. Let $g(\Theta)$ be represented by its Fourier series: $g(\Theta) = \sum_{n=0}^{\infty} (a_n e^{in\Theta} + a_n^* e^{-in\Theta})$. The periodicity condition leads to $2 \sum_{n=1}^{\infty} [a_n a_n^* (n^2 - 1)] = (a_0 + a_0^*)^2 + 2k$. A cone of revolution (for which a_0 is the only nonzero coefficient of the Fourier series) can satisfy the periodicity condition only if $k < 0$, that is, when radial growth dominates. Infinitely many solutions satisfy the periodicity condition, but the selected shape must have minimal bending energy [29–31]. The bending contribution reads $\mathcal{E}_b \propto \{2 \sum_{n=1}^{\infty} [a_n a_n^* (n^2 - 1)^2] + (a_0 + a_0^*)^2\}$. For negative k values, the solution of minimal outer bending energy is given by $\zeta(R, \Theta) = R\sqrt{2|k|}$ and for

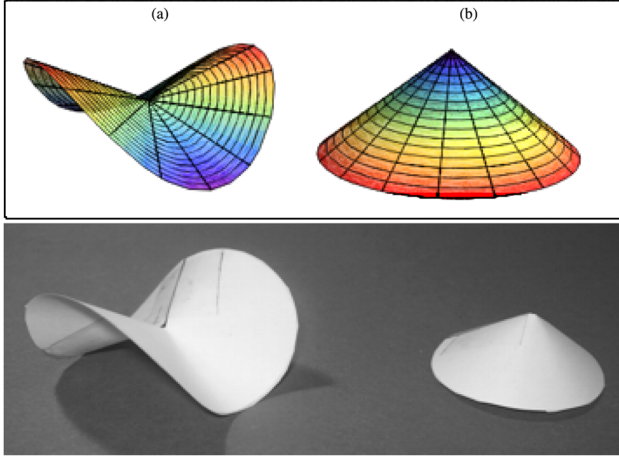


FIG. 3 (color online). Top: The two modes of minimal energy, far from the tip. (a) $k > 0$, and the shape is a cone with two oscillations. (b) $k < 0$, and the cone of revolution is a solution. Bottom: The resultant shapes built out of paper ($k = 0.25$) are in agreement with the prediction.

positive values by $\zeta(R, \Theta) = R\sqrt{4k/3} \cos 2\Theta$. For large deformations, those predictions can be easily checked by constructing a cone from a disk of paper in which a sector defined by two radii is withdrawn and then either replaced by a bigger one or just glued to close it (see Fig. 3). This simple demonstration illustrates the fact that singularities can arise from growth as observed in dead leaves or in the leaves infected by the CLCrV.

Conclusion.—Using the formalism introduced by Rodriguez, Hoger, and McCulloch, we have developed a theory describing the behavior of thin elastic bodies subject to growth. By explicating the sheet's small thickness, we showed that all materials behave according to a generalized Hooke's law and the equilibrium equations generalize the FvK equations with growth. This extension describes a broad range of physical phenomena involving mass reorganization, from biological growth to thermal dilatation, as well as desiccation. Once observed in experiments, shape instabilities with a well-defined wavelength may give relevant information on the growth process itself. The treatment presented in this Letter also includes growth anisotropic effects. We have shown that anisotropic growth induces rich structures such as curling and crumpling.

We thank A. Boudaoud, P. Ciarletta, and E. Sharon for many enlightening discussions.

- [1] Y.C. Fung, *Biomechanics: Motion, Flow, Stress, and Growth* (Springer, New York, 1990).
- [2] R. Skalak, A. Tozeren, R. P. Zarda, and S. Chien, *Biophys. J.* **13**, 245 (1973).

- [3] Y.C. Fung, *Biomechanics: Material Properties of Living Tissues* (Springer, New York, 1993).
- [4] K. Miller, *Med. Sci. Monitor* **6**, 158 (2000).
- [5] J.D. Humphrey, *Proc. R. Soc. A* **459**, 3 (2003).
- [6] S.C. Cowin, *Annu. Rev. Biomed. Eng.* **6**, 77 (2004).
- [7] F.H. Hsu, *J. Biomech.* **1**, 303 (1968).
- [8] S.C. Cowin and D.H. Hegedus, *J. Elast.* **6**, 313 (1976).
- [9] R. Skalak, in *Proceedings of the IUTAM Symposium on Finite Elasticity*, edited by D.E. Carlson and R.T. Shield (Martinus Nijhoff, The Hague, 1981), p. 347.
- [10] V.M. Entov, *Mech. Solids* **18**, 199 (1983).
- [11] A.D. Drozdov and H. Khanina, *Math. Comput. Model.* **25**, 11 (1997).
- [12] A.A. Stein, *J. Appl. Math. Mech.* **59**, 139 (1995).
- [13] E.K. Rodriguez, A. Hoger, and A. McCulloch, *J. Biomech.* **27**, 455 (1994).
- [14] M. Ben Amar and A. Goriely, *J. Mech. Phys. Solids* **53**, 2284 (2005).
- [15] A. Goriely and M. Ben Amar, *Phys. Rev. Lett.* **94**, 198103 (2005).
- [16] D. Ambrosi and F. Mollica, *Int. J. Eng. Sci.* **40**, 1297 (2002).
- [17] D. Ambrosi and F. Guana, *Math. Mech. Solids* **12**, 319 (2007).
- [18] T. Mora and A. Boudaoud, *Eur. Phys. J. E* **20**, 119 (2006).
- [19] D. Drasdo, *Phys. Rev. Lett.* **84**, 4244 (2000); E. Sharon, B. Roman, M. Marder, G.S. Shin, and H.L. Swinney, *Nature (London)* **419**, 579 (2002); Y. Klein, E. Efrati, and E. Sharon, *Science* **315**, 1116 (2007).
- [20] U. Nath, B.C.W. Crawford, R. Carpenter, and E. Coen, *Science* **299**, 1404 (2003).
- [21] E. Coen, A.G. Rolland-Lagan, M. Matthews, J.A. Bangham, and P. Prusinkiewicz, *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **101**, 4728 (2004).
- [22] R.W. Ogden, *Non-linear Elastic Deformations* (Dover, New York, 1997).
- [23] H.A. Erbay, *Int. J. Eng. Sci.* **35**, 151 (1997).
- [24] L. Landau and E. Lifchitz, *Théorie de l'élasticité* (Mir, Moscow, 1990).
- [25] $[f, g] = 1/2[(\partial_{x^2}^2 f)(\partial_{y^2}^2 g) + (\partial_{y^2}^2 f)(\partial_{x^2}^2 g) - 2(\partial_{xy}^2 f)(\partial_{xy}^2 g)]$, where the subscript means partial derivative with respect to Cartesian coordinates (x, y) . In these coordinates, the average induced curvature is $\phi = \partial_x(g_{31} + g_{13}) + \partial_y(g_{32} + g_{23})$, and the induced Gaussian curvature is $\partial_{x^2}(g_{22} + g_{32}^2/2) + \partial_{y^2}(g_{11} + g_{31}^2/2) - \partial_{xy}(g_{12} + g_{21} + g_{31}^2)$.
- [26] A. Gray, *Modern Differential Geometry of Curves and Surfaces* (CRC Press, Boca Raton, FL, 1993).
- [27] E.L. Ince, *Ordinary Differential Equations* (Dover, New York, 1956).
- [28] K.A. Serikawa and D.F. Mandoli, *Planta* **207**, 96 (1998).
- [29] M. Ben Amar and Y. Pomeau, *Proc. R. Soc. A* **453**, 729 (1997).
- [30] E. Cerda and L. Mahadevan, *Phys. Rev. Lett.* **80**, 2358 (1998).
- [31] E. Cerda, S. Chaieb, F. Melo, and L. Mahadevan, *Nature (London)* **401**, 46 (1999).



Publication II

Morphogenesis of thin hyperelastic plates : A constitutive theory of biological growth in the Föppl-von Kármán limit

Julien Dervaux, Pasquale Ciarletta et Martine Ben Amar

J. Mech. Phys. Solids, **57**, 458-471 (2009).



Contents lists available at ScienceDirect

Journal of the Mechanics and Physics of Solids

journal homepage: www.elsevier.com/locate/jmps

Morphogenesis of thin hyperelastic plates: A constitutive theory of biological growth in the Föppl–von Kármán limit

Julien Dervaux, Pasquale Ciarletta, Martine Ben Amar*

Laboratoire de Physique Statistique de l'Ecole Normale Supérieure, 24 rue Lhomond, 75230 Paris Cedex 05, France

ARTICLE INFO

Article history:

Received 19 September 2008

Received in revised form

24 November 2008

Accepted 29 November 2008

Keywords:

Buckling

Finite deflections

Plates

Growth

Hyperelasticity

ABSTRACT

The shape of plants and other living organisms is a crucial element of their biological functioning. Morphogenesis is the result of complex growth processes involving biological, chemical and physical factors at different temporal and spatial scales.

This study aims at describing stresses and strains induced by the production and reorganization of the material. The mechanical properties of soft tissues are modeled within the framework of continuum mechanics in finite elasticity. The kinematical description is based on the multiplicative decomposition of the deformation gradient tensor into an elastic and a growth term. Using this formalism, the authors have studied the growth of thin hyperelastic samples. Under appropriate assumptions, the dimensionality of the problem can be reduced, and the behavior of the plate is described by a two-dimensional surface.

The results of this theory demonstrate that the corresponding equilibrium equations are of the Föppl–von Kármán type where growth acts as a source of mean and Gaussian curvatures. Finally, the cockling of paper and the rippling of a grass blade are considered as two examples of growth-induced pattern formation.

© 2008 Published by Elsevier Ltd.

1. Introduction

Biological tissues are conventionally classified in two categories: hard (bone, cartilage) and soft tissues (muscle, tendon, skin). This classification refers to different mechanical properties of such materials. Depending on their biological functions, tissues can be divided in four main groups: connective, epithelial, muscle and nerve (Cowin, 1999). Continuum mechanics provides a natural framework to describe the mechanical behavior of these tissues. Since soft tissues have typical anisotropic, nonlinear, inhomogeneous mechanical behaviors, and since they undergo large stresses and strains in their structural function, the theory of finite elasticity provides adequate tools to describe their biomechanical properties (Skalak et al., 1973; Fung, 1990, 1993). This formalism extends the theory of rubber (or, more generally, elastomer) elasticity (Treloar, 1975; Ogden, 1997; Goriely et al., 2006), since soft tissues and rubber respond differently under applied loads (Wertheim, 1847; Roy, 1880). In fact, the distribution of fiber-reinforcements (collagen, elastin, myofibrils) in the extra-cellular matrix leads to pronounced anisotropy in soft tissues (Ciarletta et al., 2006, 2008), which distinguishes their mechanical behavior from that typical of (isotropic) rubber (Nichols and O'Rourke, 1998).

Dissipative phenomena occur inside soft tissues during deformation, due to the viscous interaction of the biological components in the extra-cellular matrix. For this reason the macroscopic mechanical behavior of the tissue is, in general, viscoelastic, showing time-dependent stress–strain relationships (creep, relaxation and preconditioning). However, we

* Corresponding author. Tel.: +33 1 44 32 34 77; fax: +33 1 44 32 34 33.

E-mail address: benamar@lps.ens.fr (M. Ben Amar).

shall note that in some situations the mechanical response of a material subject to stretch can be treated as purely elastic. Here we focus on elastic deformations induced by growth with characteristic time scales much larger than those of relaxation, so such features are not considered in this work.

For physical systems, growth usually refers to processes such as epitaxial growth where the mass fed to the system is reorganized on a substrate but also refers to phenomena associated with phase transition. For biological systems, growth is a complex process involving biochemical (Coen et al., 2004) and physical reactions at many different length and time scales. Nevertheless, at the macroscopic scale, growth is a very slow process with a time scale of hours or days. It has been highlighted by Taber (1995) that generation of forms in biological tissues involves three distinct processes:

- *Growth*, which is defined as an increase of mass. It can occur through cell division (hyperplasia), cell enlargement (hypertrophy), secretion of extra-cellular matrix or accretion at external or internal surfaces. The removal of mass is referred to as *atrophy* and occurs through cell death, cell shrinkage or resorption.
- *Remodeling*, which involves changes in material properties which lead to changes in microstructure.
- *Morphogenesis*, which consists in a change in shape, involving both growth and remodeling, and usually refers to embryonic development, wound healing or organ regeneration.

There have been many attempts to include the effect of growth in biological material. The general idea is that the deformation of the body can be due to both change of mass and elastic deformations (Hsu, 1968; Cowin and Hegedus, 1976; Skalak, 1981; Entov, 1983; Stein, 1995; Drozdov and Khanina, 1997). This is best resumed by the hypothesis of the multiplicative decomposition for the deformation gradient of the mapping between two configurations (Rodriguez et al., 1994). More precisely, it is postulated that the geometric deformation tensor can be decomposed into the product of a growth tensor describing the change in mass and an elastic tensor characterizing the reorganization of the body needed to ensure compatibility (no overlap) and integrity (no cavitation) of the body (Ambrosi and Mollica, 2002; Ben Amar and Goriely, 2005; Goriely and Ben Amar, 2005). This idea was then amply discussed (Lubarda, 2004), but some inherent limitations have been underlined for example by Goriely and Ben Amar (2007).

In this paper, we first recall the basics of the theory of finite elasticity useful for our work, before introducing the modeling of the growth process. In the second section, we focus on thin hyperelastic plates subject to loading and growth. Appropriate assumptions allow to reduce the dimensionality of the problem. The equilibrium equations describing the plate are a generalization of the well-known Föppl–von Kármán (FvK) (Föppl, 1907; von Kármán, 1907) equations, in which growth is a source of mean and Gaussian curvatures. In the last section we give two examples observed in Nature: the cockling of paper and the rippling of a grass blade.

2. The formalism of growth in finite hyperelasticity

Referring to the classical formulation of nonlinear continuum mechanics, we consider an elastic body $\mathcal{B} \in \mathcal{R}^3$ in the reference configuration Ω_0 . The description of the deformation can be defined by an objective mapping $\chi: \Omega_0 \rightarrow \Omega$ that transforms the material point $\mathbf{X} \in \Omega_0$ to a position $\mathbf{x} = \chi(\mathbf{X}, t)$ in the current configuration Ω . Defining the *geometric deformation tensor* by $\mathbf{F} = \partial \mathbf{x} / \partial \mathbf{X}$, a multiplicative decomposition has been proposed to incorporate the growth process (Rodriguez et al., 1994):

$$\mathbf{F} = \mathbf{A}\mathbf{G}, \quad (1)$$

where \mathbf{G} is referred to as the *growth tensor*, and \mathbf{A} as the *elastic deformation tensor*, that represents the purely elastic contribution that is needed to maintain the overall compatibility of the mapping. If the material is *elastically incompressible*, which is a common assumption for biological soft tissues since they have a high volume fraction of water, then we have $\det \mathbf{A} = 1$ and $J = \det \mathbf{F} = \det \mathbf{G}$ describes the local change in volume due to growth. The model states: (i) that there exists a zero-stress reference state, (ii) that the geometric deformation gradient \mathbf{F} admits a multiplicative decomposition in the form of Eq. (1), and (iii) that the response function of the material only depends on the elastic part of the total deformation. These assumptions allow to define an hyperelastic strain energy function \mathcal{W} for the material body, as a function of the tensor $\mathbf{A} = \mathbf{F}\mathbf{G}^{-1}$. In the following we focus on homogeneous isotropic materials, so that the strain energy function will only depend on the two first invariants \mathcal{I}_1 and \mathcal{I}_2 of the right Cauchy–Green elastic deformation tensor $\mathbf{C} = \mathbf{A}^t \mathbf{A}$. Furthermore, under the regularity assumption that \mathcal{W} is continuously differentiable infinitely many times with respect to $\mathcal{I}_1, \mathcal{I}_2$, we can write \mathcal{W} as

$$\mathcal{W}(\mathcal{I}_1, \mathcal{I}_2) = \sum_{k,l=0}^{\infty} c_{kl} (\mathcal{I}_1 - 3)^k (\mathcal{I}_2 - 3)^l, \quad (2)$$

so that the strain-energy function is entirely determined by the values of the coefficients c_{kl} . Note that several strain-energy functions commonly used in the literature only involve the first coefficients of this development, c_{01} and c_{10} . This is the case of the Mooney–Rivlin and Neo-Hookean models for example.

Since we consider elastically incompressible materials we have to consider the scalar relationship $C(\mathbf{A}) = \det \mathbf{A} - 1 = 0$, so that the *nominal stress tensor* \mathbf{S} (also called *first Piola–Kirchhoff tensor*) can be written as

$$\mathbf{S} = J \frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \mathbf{F}} - pJ \frac{\partial C(\mathbf{A})}{\partial \mathbf{F}} = J \mathbf{G}^{-1} \frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \mathbf{A}} - pJ \mathbf{G}^{-1} \mathbf{A}^{-1}, \quad (3)$$

where we have used Jacobi's relation $\partial \det \mathbf{A} / \partial \mathbf{A} = \mathbf{A}^{-1} \det \mathbf{A}$, and the tensorial property $\partial F / \partial \mathbf{B} = \mathbf{C} \partial F / \partial \mathbf{A}$. The *second Piola–Kirchhoff tensor* $\boldsymbol{\sigma}$, which is the force mapped to the undeformed configuration on undeformed area, is defined as $\boldsymbol{\sigma} = (\mathbf{F}^{-1})^t \mathbf{S}$. Note that the nominal stress tensor is not symmetric, while the second Piola–Kirchhoff tensor is symmetric, being $\boldsymbol{\sigma} = J(\partial \mathcal{W} / \partial (\mathbf{C}) - p\mathbf{C}^{-1})$. The *Cauchy stress tensor* \mathbf{T} , which gives the stress after deformation in the current configuration, is found through the geometric connection:

$$\mathbf{T}^t = J^{-1} \mathbf{F} \mathbf{S} = \mathbf{A} \left(\frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \mathbf{A}} - p \frac{\partial C(\mathbf{A})}{\partial \mathbf{A}} \right). \quad (4)$$

In order to express the stress tensors in terms of the invariants \mathcal{I}_1 and \mathcal{I}_2 , let us consider the following relations:

$$\frac{\partial \mathcal{I}_1}{\partial \mathbf{A}} = 2\mathbf{A}^t \quad \text{and} \quad \frac{\partial \mathcal{I}_2}{\partial \mathbf{A}} = 2(\mathcal{I}_1 \mathbf{I} - \mathbf{A}^t \mathbf{A}) \mathbf{A}^t. \quad (5)$$

The Cauchy stress, from Eqs. (5) and (6), can be rewritten as

$$\mathbf{T} = 2 \frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \mathcal{I}_1} \mathbf{A} \mathbf{A}^t + 2 \frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \mathcal{I}_2} (\mathcal{I}_1 \mathbf{A} \mathbf{A}^t - \mathbf{A} \mathbf{A}^t \mathbf{A} \mathbf{A}^t) - p \mathbf{I}. \quad (6)$$

being $\mathbf{T}^t = \mathbf{T}$ which is the local form of Cauchy's second law of motion for the balance of rotational momentum.

Some subtle aspects of this formulation can be found in Lubarda (2004) but we shall point out that this theory of finite elastic growth treats the main features of the growth process: large changes of volume, anisotropy of growth, emergence of residual stresses and even time-dependent processes. Since growth is mathematically represented by a tensor, this formalism incorporates easily the spatial inhomogeneities as well as the anisotropy of growth, which is essential for plants (Coen et al., 2004). Moreover, as we consider very slow growth phenomena compared to elastic or viscoelastic relaxation, the system will be at the elastic equilibrium even if the tensors are time-dependent. There is no contradiction between such theory and the diffusion which underlies the growth process. The validity of this hypothesis can be tested via its predictions on simple growth problems of elasticity. We apply here this model to thin elastic samples. Consider a homogeneous elastic body with zero stress in its reference configuration and let it undergo a homogeneous isotropic growth (that is space-independent). In that case, there exists an affine mapping describing the shape change, i.e. it is a well defined deformation which does not introduce any overlap or cavitation and there is no need for an elastic accommodation of the body. This situation is atypical and only arises when the growth tensor defines a deformation and therefore a current, stress-free, configuration. In the general case, the growth tensor is not the gradient of a deformation and an elastic process is needed (which is not a deformation either), consequently inducing residual stresses within the material even in the absence of external loading. In that case the grown "state" cannot be physically achieved (it is why we do not use the word configuration). However, the third point states that if the stress happens to be zero at a material point of the body, then the value of the growth tensor at that point is equal to the geometric deformation tensor. This provides the conceptual tool to build the grown "state": by applying external loads to the body in the current configuration, one can locally reduce the stress to zero at a material point (but not in the whole body), the growth tensor is then equal to the value of the geometric deformation tensor at that point. That is there is locally a deformation that describes the grown "state", which is therefore a *collection of configurations*. For that reason, the growth tensor \mathbf{G} and the elastic tensor \mathbf{A} are sometimes referred to as *local deformation tensors*.

3. Theory of plates for growing soft tissues

After this presentation of the necessary tools of finite elasticity with volumetric growth, we focus on a thin hyperelastic (physically nonlinear) plate subject to growth and relatively large deflections (geometrically nonlinear). Thin samples are widely encountered in Nature (leaves, algae, skin, wings of insects, etc.) and their behaviors have been studied from a biological and a physical point of view (Green, 1996; Rolland-Lagan et al., 2003; Coen et al., 2004; Newell and Shipman, 2005). The aim is to establish a generalization for growing soft tissues of the equations found independently by Föppl (1907) and von Kármán (1907). Those equations are restricted to moderate deflections (geometrically nonlinear) of Hookean (materially linear) thin plates and are known as the Föppl–von Kármán equations (FvK). They can be found in any classical textbook of elasticity, but a rigorous derivation from three dimensional elasticity can be found in Ciarlet (1980). In the case of a thin hyperelastic plate, a systematic expansion of the equilibrium equations has been established (Erbay, 1997). We present here a derivation of the leading order, which corresponds to the FvK equations in Hookean elasticity, from variational principles.

3.1. Formulation of the problem

We consider a plate initially rectangular with size (L_X, L_Y) , both of same order L , the thickness being given by H . In Cartesian coordinates the place \mathbf{X} of each material point is given by $\mathbf{X} = X\mathbf{e}_x + Y\mathbf{e}_y + Z\mathbf{e}_z = X_i\mathbf{e}_i$, with the convention that

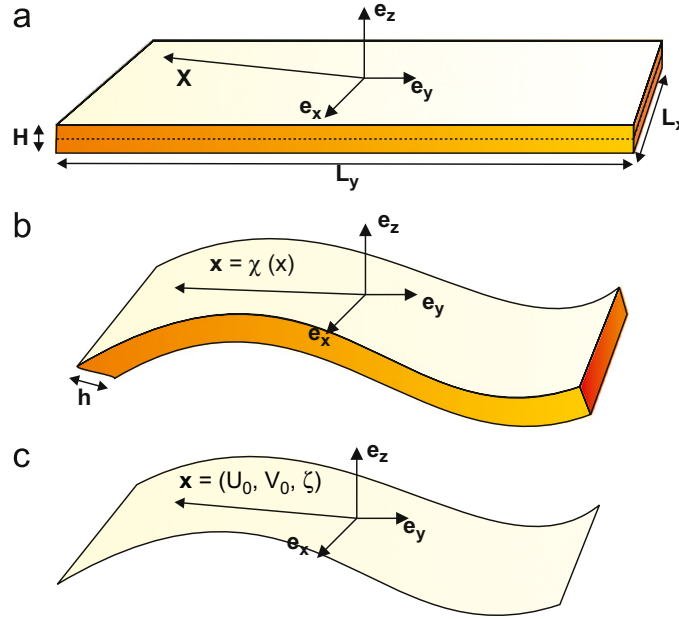


Fig. 1. (a) Undeformed plate. The position of a material point is described by $\mathbf{X} = X\mathbf{e}_x + Y\mathbf{e}_y + Z\mathbf{e}_z$. (b) After the deformation the position of a material point described by the mapping $\mathbf{x} = \chi(\mathbf{X})$. (c) Under appropriate assumptions, the problem reduces to the study of a two-dimensional surface. The displacement field (U_0, V_0, ζ) only depends on the coordinates X and Y .

point $(0, 0, 0)$ is the center of the middle surface of the sample. In the following we will use the Einstein summation rule, adopting the convention that Latin indices run from 1 to 3 whereas Greek indices run from 1 to 2 (Fig. 1).

After the deformation, the shape of the sample is described by a displacement field:

$$\mathbf{u} = \mathbf{x} - \mathbf{X} = U(X, Y, Z)\mathbf{e}_x + V(X, Y, Z)\mathbf{e}_y + [W(X, Y, Z) + \zeta(X, Y)]\mathbf{e}_z, \quad (7)$$

where $\zeta(X, Y)$ is the displacement of the middle surface of the sample. We will have in mind that the components u_i of the displacement field, as ζ , are small compared to the characteristic length of the sample L but perhaps large compared to the thickness. In the FvK theory U and V are of order ζ^2/L . The geometric deformation tensor takes the following form:

$$F_{ij} = \delta_{ij} + \frac{\partial u_i}{\partial X_j}. \quad (8)$$

According to Eq. (1), the elastic tensor \mathbf{A} reads

$$A_{ij} = \delta_{ik}G_{kj}^{-1} + \frac{\partial u_i}{\partial X_k}G_{kj}^{-1}. \quad (9)$$

Hereafter we introduce the tensor $\mathbf{G} = \mathbf{I} + \mathbf{g}$. In the absence of growth, this tensor reduces to the identity tensor. The components of the tensor \mathbf{g} represent the rate of volume supply per unit volume and we refer to them as growth rates in this work. This tensor may be chosen symmetric. We will not take into account this property which is the result of the material frame-indifference but we will check hereafter the symmetry of the results in the exchange of the subscripts ij . In order to develop a FvK-like theory of soft tissues, we assume that the growth rates g_{ij} are small compared to unity. This may seem restrictive but one can remember that, in absence of loading, homogeneous isotropic growth does not introduce residual stresses and one can use the grown state (obtained by a diagonal space-independent growth tensor) as the reference configuration. This is not true if clamped boundary conditions are applied to the elastic plate for example. We can eliminate any Z dependence of the growth tensor components since Z is small. Moreover, to simplify the equations, we do not consider here the case where g_{33} is space-dependent, it means the case where there is an inhomogeneous change of the thickness all along the plate. This assumption simplifies the final equations of this paper as a constant thickness simplifies the FvK equations in the classical theory. There is no conceptual difficulty to revisit this assumption. A more precise analysis of the scaling required for the definition of the smallness of the growth tensor coefficients will be examined further.

3.2. Expansion of the energy density

The total energy for a hyperelastic plate is given by

$$\mathbb{E} = \int_{-H/2}^{H/2} \int_{-L_x/2}^{L_x/2} \int_{-L_y/2}^{L_y/2} J\{\mathcal{W}(\mathcal{F}_1, \mathcal{F}_2) - p(\det \mathbf{A} - 1)\} dX dY dZ. \quad (10)$$

We recall that $J(X, Y)$ is the (local) change of volume due to growth such that an element of volume $dV = dX dY dZ$ becomes $d\nu = J dX dY dZ$ after the growth process. The second term $p(\det \mathbf{A} - 1)$ in the energy density is associated with the constraint of incompressibility. Since Z is small, we perform an expansion of the following physical quantities in terms of Z :

$$\begin{aligned}\mathcal{J}_1 &= \mathcal{J}_1^{(0)} + \mathcal{J}_1^{(1)}Z + \mathcal{J}_1^{(2)}Z^2 + o(Z^2), \\ \mathcal{J}_2 &= \mathcal{J}_2^{(0)} + \mathcal{J}_2^{(1)}Z + \mathcal{J}_2^{(2)}Z^2 + o(Z^2), \\ p &= p^{(0)} + p^{(1)}Z + p^{(2)}Z^2 + o(Z^2).\end{aligned}\quad (11)$$

Since, the local change of volume is independent of Z , we can perform the integration of Eq. (10), and we get two contributions for the energy:

$$\mathbb{E} = \mathbb{E}_{stretch} + \mathbb{E}_{bending} \quad (12)$$

with

$$\mathbb{E}_{stretch} = H \int_{-L_X/2}^{L_X/2} \int_{-L_Y/2}^{L_Y/2} \Psi_1 dX dY \equiv H \iint_{\mathcal{D}} \Psi_1 dS, \quad (13)$$

$$\mathbb{E}_{bending} = \frac{H^3}{12} \iint_{\mathcal{D}} \Psi_2 dS, \quad (14)$$

where

$$\Psi_1 = J\{\mathcal{W}(\mathcal{J}_1^{(0)}, \mathcal{J}_2^{(0)}) - p^{(0)}(\det \mathbf{A} - 1)\}, \quad (15)$$

$$\Psi_2 = J\left\{\mathcal{J}_1^{(2)}\frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \mathcal{J}_1} + \mathcal{J}_2^{(2)}\frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \mathcal{J}_2} + \mathcal{J}_1^{(1)}\mathcal{J}_2^{(1)}\frac{\partial^2 \mathcal{W}}{\partial \mathcal{J}_1 \partial \mathcal{J}_2} + \frac{1}{2}\left(\mathcal{J}_1^{(1)^2}\frac{\partial^2 \mathcal{W}}{\partial \mathcal{J}_1^2} + \mathcal{J}_2^{(1)^2}\frac{\partial^2 \mathcal{W}}{\partial \mathcal{J}_2^2}\right) - p^{(2)}(\det \mathbf{A} - 1)\right\}, \quad (16)$$

where the derivatives have to be taken at the point $(\mathcal{J}_1^{(0)}, \mathcal{J}_2^{(0)})$.

Our notations refer to the usual FvK theory of elastic plates, where the energy can be developed in series of Z . These two terms in the energy have a distinct physical meaning: one represents the stretching energy, the other the bending energy. At this stage, we do not presume that such an expansion would lead to the same physical interpretation but we define the *stretching energy* to be the part of the energy proportional to the thickness H , the *bending energy* being defined as the part proportional to H^3 .

3.3. Membrane assumption

The boundary condition on an elastic body states that the normal Cauchy stress is equal to the external pressure at the border of the sample, that is $\mathbf{T} \cdot \mathbf{n} = \mathbf{P}$. Since the in-plane stresses appearing in the body are much larger than the applied pressure, we can consider that $\mathbf{T} \cdot \mathbf{n} = \mathbf{0}$. In addition, since only moderate deflections are considered, the curvature of the plate is small and we assume that the normal \mathbf{n} does not deviate too much from \mathbf{e}_z , so that $\mathbf{T} \cdot \mathbf{e}_z = \mathbf{0}$. Moreover, since this condition is valid on both sides of the sample, which is thin, we extend this relation throughout the whole sample. This hypothesis, which may appear too strong, is called the membrane assumption and is also applied in the membrane theory (Haughton, 2001). Note that this point has been discussed but has not been proved on theoretical grounds. Applying to Eq. (6) the assumption that $(\mathbf{T} \cdot \mathbf{e}_z)_X = (\mathbf{T} \cdot \mathbf{e}_z)_Y = 0$, the following relations hold:

$$(\mathbf{A}\mathbf{A}^t)_{xz} = (\mathbf{A}\mathbf{A}^t)_{yz} = 0. \quad (17)$$

Using the tensor definition in Eq. (9), the expansion of the terms in Eq. (17) to the leading orders allows to obtain the following relations:

$$\frac{\partial U}{\partial Z} = -\left(\frac{\partial W}{\partial X} + \frac{\partial \zeta}{\partial X} - g_{13} - g_{31}\right) + o[\varepsilon_1, \varepsilon_2^2], \quad (18)$$

$$\frac{\partial V}{\partial Z} = -\left(\frac{\partial W}{\partial Y} + \frac{\partial \zeta}{\partial Y} - g_{23} - g_{32}\right) + o[\varepsilon_1, \varepsilon_2^2] \quad (19)$$

with $\varepsilon_1 = H/L$ and $\varepsilon_2 = \zeta/L$. Since H is small, we can perform a Taylor expansion so $W(X, Y, Z) = Z\partial_Z W|_{Z=0}$ by definition of the middle surface which is also the neutral surface; W is then scaled by H and is small compared to ζ . As a consequence we derive

$$U = -Z\left(\frac{\partial \zeta}{\partial X} - g_{13} - g_{31}\right) + U^{(0)}(X, Y), \quad (20)$$

$$V = -Z\left(\frac{\partial \zeta}{\partial Y} - g_{23} - g_{32}\right) + V^{(0)}(X, Y). \quad (21)$$

Depending on the scalings for the in-plane displacements of the middle surface, $U^{(0)}$ and $V^{(0)}$, several models for thin sheets can be derived. If $U^{(0)}$ is of order ζ , then the stretching energy scales like $H\zeta^2$; since the bending energy is of order $H^3\zeta^2/L^2$, it can be neglected, leading to a membrane-like theory. Alternatively, an in-plane displacement of order ζ^2/L , giving a stretching energy of order $H\zeta^4/L^2$ leads to a von Kármán like theory. To enforce the latter scaling, we choose $g_{3\alpha}$ of order ε_2 .

Now with the relations for U and V , we can enforce the incompressibility relation, $\det \mathbf{A} = 1$, up to order $\mathcal{O}[\varepsilon_1^2, \varepsilon_2^3]$ and we can express the derivative of W in terms of $U^{(0)}$, $V^{(0)}$ and ζ . We see here the interest of the membrane assumption. We have postulated that the components T_{iz} are zero throughout the sample and imposed three relations between the derivatives of the displacement field along the Z -axis and the function $\zeta(X, Y)$. As a consequence, the Z dependence is isolated and the problem is reduced to the study of the three functions U_0 , V_0 and ζ , which are functions of X and Y only and which represent in-plane and off-plane displacements of the middle surface.

The condition $(\mathbf{T} \cdot \mathbf{e}_Z)_Z = 0$ gives the unknown Lagrange multiplier p . Applying this relation to the Cauchy stress calculated in (6), the pressure p is given by

$$p = 2 \frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \mathcal{J}_1} (\mathbf{A}\mathbf{A}^t)_{ZZ} + 2 \frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \mathcal{J}_2} [\mathcal{J}_1 (\mathbf{A}\mathbf{A}^t)_{ZZ} - (\mathbf{A}\mathbf{A}^t \mathbf{A}\mathbf{A}^t)_{ZZ}]. \quad (22)$$

From the relations in Eqs. (20) and (21), it turns out that $(\mathbf{A}\mathbf{A}^t)_{ZZ} = A_{iz}^2 \sim A_{zi}^2 = (\mathbf{A}^t \mathbf{A})_{ZZ}$, and that $(\mathbf{A}\mathbf{A}^t \mathbf{A}\mathbf{A}^t)_{ZZ} = (\mathbf{A}\mathbf{A}^t)_{ZZ}^2$. Introducing the Cauchy–Green strain tensor $\mathbf{E} = \frac{1}{2}(\mathbf{A}^t \mathbf{A} - \mathbf{1})$, the right-hand side of Eq. (22) can be simplified to the leading orders $\mathcal{O}[\varepsilon_1, \varepsilon_2^2]$, as follows:

$$p = 2 \left(\frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \mathcal{J}_1} + 2 \frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \mathcal{J}_2} (1 + \text{Tr} \mathbf{E}) \right) + 4 \left(\frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \mathcal{J}_1} + \frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \mathcal{J}_2} \right) \mathbf{E}_{ZZ}. \quad (23)$$

We see that the hydrostatic pressure is the sum of two terms: a constant (intrinsic) part, namely $2(\partial \mathcal{W} / \partial \mathcal{J}_1) + 4(\partial \mathcal{W} / \partial \mathcal{J}_2)$ which is independent of the deformation, and a term that is induced by the displacement field. Note that the scalings that we have found in this section are evaluated taking the membrane assumption as a postulate. There is no evaluation of this assumption. Once accepted, we can perform an asymptotic analysis order by order.

In the next section we write the different terms of the energy functional of the elastic plate and apply the minimization principle.

3.4. Equilibrium equations

In order to obtain the equilibrium equations for the plates, we cancel the energy variation with respect to the displacement field. The energy is given by $\mathbb{E} = \mathbb{E}_{stretch} + \mathbb{E}_{bend} + U$ where U is an external potential. As before, the bending energy is given by Eq. (14):

$$\mathbb{E}_{bend} = \frac{H^3}{12} \iint_{\mathcal{Q}} \Psi_2 \, dS. \quad (24)$$

In a first step, we omit contributions which can be reduced to contour integrals. We get after some algebra:

$$\mathbb{E}_{bend} = \frac{H^3}{3} (c_{10} + c_{01}) \iint_{\mathcal{Q}} \left(\Delta \zeta - \underbrace{\frac{\partial}{\partial X} (g_{31} + g_{13}) - \frac{\partial}{\partial Y} (g_{32} + g_{23})}_{C_M} \right)^2 dS. \quad (25)$$

$\Delta \zeta$ is identified to the average curvature of the distorted surface, to linear orders in ζ . The closer the curvature $\Delta \zeta$ is to the function C_M , the lower is the bending energy. However, the function C_M does not, in general, represent the curvature of some surface. There may be no existing physical surface with a curvature equal to C_M on each point although a mathematical solution always exists. Mathematical solutions which satisfy also the boundary conditions may contain holes or self-intersections which are forbidden for a physical surface. In this case, elastic stresses appear and are part of the residual stresses induced by growth. At this stage one can worry about the invariance by a change of coordinate systems of our bending energy. Being the Z -component of the divergence of tensor, C_M satisfies the standard transformation in a change of coordinates.

According to Eq. (13), Ψ_1 , the surface density energy of the middle surface which enters the calculation of $\mathbb{E}_{stretch}$ is the energy of a two-dimensional surface. The variation of the stretching energy $\delta \mathbb{E}_{stretch}$ follows the steps of Appendix A. We need to calculate the second Piola–Kirchhoff stress tensor modified by growth defined in Appendix A: $\tilde{\boldsymbol{\sigma}} = \mathbf{J} \mathbf{A}^{-1} \mathbf{T} \mathbf{A}^{-t}$, using again Eq. (6) and the pressure p given by Eq. (23). After some algebra, we get to leading orders

$$\sigma_{\alpha\beta}^{(0)} = 4J \left(\frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \mathcal{J}_1} + \frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \mathcal{J}_2} \right) (E_{\alpha\beta}^{(0)} - E_{ZZ}^{(0)} \delta_{\alpha\beta}) + \mathcal{O}[\varepsilon_2^4], \quad (26)$$

where the superscript (0) means that quantities are evaluated on $Z = 0$.

By analogy with the well-known relation (generalized Hooke's law) for incompressible material:

$$\boldsymbol{\sigma} = \frac{2E_{\text{Young}}}{3}(\mathbf{E} - p\mathbf{I}) \quad (27)$$

we can identify an effective Young modulus E_{Young} on the middle surface through: $E_{\text{Young}} = 6(c_{10} + c_{01})$. Therefore, the second Piola–Kirchhoff tensor and the Cauchy–Green deformation tensor are energy conjugates and the energy variation is then

$$\delta \mathbb{E}_{\text{stretch}} = H \iint_{\mathcal{D}} \boldsymbol{\sigma}_{\alpha\beta}^{(0)} \delta E_{\alpha\beta}^{(0)} dS. \quad (28)$$

The Cauchy–Green deformation tensor \mathbf{E} can be written as

$$\mathbf{E} = \frac{1}{2}(\mathbf{G}^{-t}\mathbf{G}^{-1} + \mathbf{G}^{-t}\mathbf{D}^t\mathbf{G}^{-1} + \mathbf{G}^{-t}\mathbf{D}\mathbf{G}^{-1} + \mathbf{G}^{-t}\mathbf{D}^t\mathbf{D}\mathbf{G}^{-1} - \mathbf{I}), \quad (29)$$

where $\mathbf{D} = \partial \mathbf{u} / \partial \mathbf{X}$ is the displacement tensor. Now, using the scalings for the strains (of order ε_2^2) and growth rates ($g_{3\alpha}$ and $g_{\alpha 3}$ being of order ε_2 according to Eqs. (20) and (21)), we find the following expression for the Cauchy–Green tensor:

$$E_{\alpha\beta}^{(0)} = \frac{1}{2} \left(-g_{\alpha\beta} - g_{\beta\alpha} - g_{3\alpha}g_{3\beta} + \frac{\partial u_{\alpha}^{(0)}}{\partial X_{\beta}} + \frac{\partial u_{\beta}^{(0)}}{\partial X_{\alpha}} + \frac{\partial \zeta}{\partial X_{\alpha}} \frac{\partial \zeta}{\partial X_{\beta}} \right) \quad (30)$$

which suggests that the FvK scalings impose that $g_{\alpha\beta}$ is of order ε_2^2 . Taking into account the symmetry of the tensor $\sigma_{\alpha\beta}^{(0)}$, we can rewrite (28) as

$$\delta \mathbb{E}_{\text{stretch}} = H \iint_{\mathcal{D}} \sigma_{\alpha\beta}^{(0)} \left(\frac{\partial \delta u_{\alpha}^{(0)}}{\partial X_{\beta}} + \frac{\partial \delta \zeta}{\partial X_{\beta}} \frac{\partial \zeta}{\partial X_{\alpha}} \right) dS. \quad (31)$$

After integration by parts, it yields the following result:

$$\delta \mathbb{E}_{\text{stretch}} = -H \iint_{\mathcal{D}} dS \frac{\partial \sigma_{\alpha\beta}^{(0)}}{\partial X_{\beta}} \delta u_{\alpha}^{(0)} + \frac{\partial}{\partial X_{\beta}} \left(\sigma_{\alpha\beta}^{(0)} \frac{\partial \zeta}{\partial X_{\alpha}} \right) \delta \zeta. \quad (32)$$

Let δU be the variational derivative of the potential energy due to external forces on the plates (acting along the normal of the surface). The simplest choice for the external forces reads

$$\delta U = \iint_{\mathcal{D}} P \delta \zeta dS. \quad (33)$$

The variational derivative of the bending energy reads (without the contour integrals)

$$\delta \mathbb{E}_{\text{bend}} = \frac{H^3 E_{\text{Young}}}{9} \iint_{\mathcal{D}} (A^2 \zeta - \Delta C_M) \delta \zeta dS. \quad (34)$$

3.5. Summary of the equations

The complete system of equations describing the plates is therefore

$$\begin{aligned} D(A^2 \zeta - \Delta C_M) - H \frac{\partial}{\partial X_{\beta}} \left(\sigma_{\alpha\beta}^{(0)} \frac{\partial \zeta}{\partial X_{\alpha}} \right) &= P, \\ \frac{\partial \sigma_{\alpha\beta}^{(0)}}{\partial X_{\beta}} &= 0, \end{aligned} \quad (35)$$

where $D = H^3 E_{\text{Young}} / 9$. Boundary conditions are discussed in Appendix B. This set of three equations involving three unknowns can be solved. This formulation is appropriate when the stress is constant as studied by Dervaux and Ben Amar (2008) in the case of algae cap growth and in the case of the grass blade examined at the end of this paper, for example. Nevertheless, following a standard strategy to eliminate tensor components for two-dimensional problems, we introduce the Airy potential χ defined by

$$\sigma_{xx}^{(0)} = \frac{\partial^2 \chi}{\partial Y^2}, \quad \sigma_{xy}^{(0)} = -\frac{\partial^2 \chi}{\partial X \partial Y}, \quad \sigma_{yy}^{(0)} = \frac{\partial^2 \chi}{\partial X^2}. \quad (36)$$

Then, the two last equations of the above system are fulfilled automatically and we need a new relation for the calculation of χ . This relation is provided by the definition of the second Piola–Kirchhoff tensor, stating that it is energetically conjugate with the Cauchy–Green deformation tensor. Using this relation and the expression derived for the Cauchy–Green tensor on the middle surface:

$$\frac{\partial U^{(0)}}{\partial X} - g_{11} + \frac{1}{2} \left[\left(\frac{\partial \zeta}{\partial X} \right)^2 - g_{31}^2 \right] = \frac{1}{E_{\text{Young}}} \left(\frac{\partial^2 \chi}{\partial Y^2} - \frac{1}{2} \frac{\partial^2 \chi}{\partial X^2} \right), \quad (37)$$

$$\frac{\partial V^{(0)}}{\partial Y} - g_{22} + \frac{1}{2} \left[\left(\frac{\partial \zeta}{\partial Y} \right)^2 - g_{32}^2 \right] = \frac{1}{E_{Young}} \left(\frac{\partial^2 \chi}{\partial X^2} - \frac{1}{2} \frac{\partial^2 \chi}{\partial Y^2} \right), \quad (38)$$

$$\frac{\partial U^{(0)}}{\partial Y} + \frac{\partial V^{(0)}}{\partial X} + \frac{\partial \zeta}{\partial X} \frac{\partial \zeta}{\partial Y} - g_{12} - g_{21} - g_{31} g_{32} = - \frac{3}{E_{Young}} \frac{\partial^2 \chi}{\partial X \partial Y}. \quad (39)$$

From this, we get the equation

$$0 = \frac{1}{E_{Young}} \Delta^2 \chi + [\zeta, \zeta] + \underbrace{- \frac{\partial^2}{\partial X \partial Y} (g_{12} + g_{21} + g_{31} g_{32}) + \frac{\partial^2}{\partial Y^2} \left(g_{11} + \frac{1}{2} g_{31}^2 \right) + \frac{\partial^2}{\partial X^2} \left(g_{22} + \frac{1}{2} g_{32}^2 \right)}_{-C_G}, \quad (40)$$

where the bracket $[\cdot, \cdot]$ is defined through

$$[a, b] = \frac{1}{2} \frac{\partial^2 a}{\partial X^2} \frac{\partial^2 b}{\partial Y^2} + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 a}{\partial Y^2} \frac{\partial^2 b}{\partial X^2} - \frac{\partial^2 a}{\partial X \partial Y} \frac{\partial^2 b}{\partial X \partial Y}. \quad (41)$$

If $a = b = \zeta$, it gives the usual Gaussian curvature, to leading orders. As a consequence, the system of equations is reduced to

$$\begin{aligned} D(\Delta^2 \zeta - \Delta C_M) - 2H[\zeta, \zeta] &= P, \\ \Delta^2 \chi + E_{Young}([\zeta, \zeta] - C_G) &= 0. \end{aligned} \quad (42)$$

Here also, it is possible to relate the induced curvature C_G to the Gaussian curvature of a target surface whose metric is given by: $dx^2 = \mathbf{G}_{\alpha\beta} dX_\beta dX_\gamma$. To leading orders we get for the standard coefficients of differential geometry E, F and G , the following relations: $E = (1 + 2g_{11} + g_{31}^2)$, $F = (g_{12} + g_{21} + g_{31}g_{32})$ and $G = (1 + 2g_{22} + g_{32}^2)$. These coefficients allow to calculate the Gaussian curvature using Brioschi's formula which is exactly C_G . Since C_G is a Gaussian curvature, we know how to transform it in a change of coordinate system.

3.6. Interpretation

The sets of equilibrium equations (35) and (42) are a generalization of the well known FvK theory of thin plates, to which they reduce in absence of growth, i.e. $\mathbf{G} = \mathbf{I}$. First, consider the case where there exists a bijection $\bar{\mathbf{u}}$ such that $\mathbf{G} = \text{Div} \bar{\mathbf{u}}$. Provided that $\bar{\mathbf{u}}$ is consistent with the boundary conditions, then $\bar{\mathbf{u}}$ is a solution of the system of equations with zero elastic energy. In this case, the growth process is compatible (with itself and the boundary conditions) and there is no need for an elastic process, the shape being entirely determined by growth. For thin elastic sheets, this restriction gives $C_G = [\bar{u}_Z, \bar{u}_Z]$ and $C_M = \Delta \bar{u}_Z$ where \bar{u}_Z is the Z -component of $\bar{\mathbf{u}}$. Obviously the solution $\zeta = \bar{u}_Z(X, Y)$ and $\chi = 0$ is a stress-free physical solution. Needless to say, this case is atypical and in general growth is incompatible, so neither \mathbf{G} nor \mathbf{A} are gradients of a deformation field (a one-to-one mapping). The reader can convince himself very easily that we cannot impose simultaneously an arbitrary average and Gaussian curvature to a surface. This problem is too much constrained. Thus the grown “state” cannot be physically achieved and is not referred to as a configuration. For large deformations, however ($\zeta \gg H$), the problem can be simplified. Indeed the bending term $D(\Delta^2 \zeta - \Delta C_M)$ can be neglected and a solution that cancels the in-plane stresses is a solution of $[\zeta, \zeta] = C_G$, called a Monge–Ampère equation (Müller et al., 2008). Once this equation is solved, the parameters appearing in this solution can be selected through minimization of the bending energy. For moderate deflections, i.e. $\zeta \sim H$, both bending and stretching terms are of the same order and the solution of zero energy is a surface with prescribed curvatures, which does not always exist; for example there are no surfaces that have positive Gaussian curvature and zero mean curvature.

It may appear strange not to discard the bending term compared to the stretching contribution in Eqs. (12)–(16), but when the loading is normal to the plate, the main effect is the bending. The stretching appears in the plate as a consequence of the bending, at least for small distortions. Neglecting the bending term corresponds to the membrane assumption in the theory of elasticity. In this case, a more general theory can be achieved (Haughton, 2001), which is not restricted to moderate deflections. For example, in the theory of soap films, considering them as two-dimensional surfaces transform the equilibrium equations into the Plateau problem: these surfaces must be *minimal*, a problem that has centuries of work behind it (Douglas, 1931). The elastic analogue of this problem, thin elastic plates, can be reduced to the study of *developable surfaces*. In the case of crumpling, because the solution is made of developable surfaces like d-cones and portion of planes joined by folds, it turns out necessary to take into account both bending and stretching contributions (Ben Amar and Pomeau, 1997; Cerda and Mahadevan, 1998; Guven and Müller, 2008).

The results of the proposed model can be compared with previous studies in the theory of elastic–plastic deformations concerning growth of two-dimensional samples. An additive decomposition has been suggested to write the elastic strain as the difference between the geometrical right Cauchy–Lagrange tensor and the equivalent constructed with a target growth tensor G_* :

$$\tilde{\mathbf{E}} = \frac{1}{2}(\mathbf{F}^T \mathbf{F} - \mathbf{G}_*^T \mathbf{G}_*). \quad (43)$$

For growth of two-dimensional samples $\mathbf{G}_*^T \mathbf{G}_*$ can be identified to the so-called target metric, a concept developed by Marder and coworkers (Marder and Papanicolaou, 2006; Marder et al., 2007), and by Sharon and coworkers (Klein et al., 2007; Efrati and Sharon, 2008). Such additive decomposition, different from our starting point, encounters contradictions in the theory of plasticity (Naghdi, 1990) which is very similar in many aspects to the growth formalism. Let us simply discuss this approach in the context of the FvK equations. We first note that the divergence of $\nabla \zeta$ is the leading order of the divergence of \mathbf{D}_{i3} , so of the divergence of \mathbf{C}_{3i} and C_M is the leading order of the divergence of $(\mathbf{G}_*^T \mathbf{G}_*)_{3i}$. Moreover, we note that since the bending coefficient is in H^3 , the bending energy contains only linear contribution in the displacement tensor and in the growth tensor, so the target-metric theory and the growth formalism coincide as it should for small deformations.

4. Two examples of growth-induced pattern formation

In the following, two examples of growth-induced pattern formation observed in Nature are discussed. The aim of this section is not to represent the complexity of the growth process but to show that the proposed formalism is able to predict buckling patterns similar to experimental observations. The cockling of paper is considered as a phenomenon of free inhomogeneous growth that depends on the distance from the border. Finally, the rippling of a grass blade is analyzed as a elastic instability related to homogeneous growth under constraints.

4.1. Free inhomogeneous growth: cockling of paper

Inhomogeneity of growth can arise from numerous factors. Sharon and collaborators have investigated the inhomogeneous growth of circular discs made out of gels (Klein et al., 2007). Those gels are built up to swell differentially while their mechanical properties remain constant throughout the disc. In Nature, growth needs different nutrients that are fed into the system from sources and then transported throughout the system via Brownian diffusion or other transport mechanisms. These processes at the origin of spatial growth inhomogeneities are function of the distance from nutrient sources. Another example concerns the cockling of paper in drying conditions. It turns out that it is a complicated process which requires to take into account fiber orientations, through-thickness drying conditions and elastoplastic response, completely out of reach of the present theory (Lipponen et al., 2008a,b). The treatment of such instabilities requires sophisticated numerical studies in order to optimize the industrial process. Here, we prefer to consider simple but realistic cases where this theory of growth can be applied explicitly as the case of a rectangular sheet undergoing isotropic growth (or shrinking) that only depends on the distance from an edge of the sample. This example have also been considered in Sharon et al. (2002), Audoly and Boudaoud (2003) and Marder et al. (2007) where growth from the edge is compared to the deformation induced by the tearing of an plastic bag. We shall consider an exponential decay law for our purpose of illustration since it allows us to solve the equations analytically. Therefore the only non-zero components of the growth tensor are $g_{11} = g_{22} = g_0 e^{-Y/l}$ where g_0 is the growth rate at the edge of the sample and l is the characteristic length of the decay. From this, we can compute the induced Gaussian curvature C_g :

$$C_g = -\frac{g_0}{l^2} e^{-Y/l}. \quad (44)$$

In the limit of large deformation $H \ll \zeta$, the dominant contribution to the energy is the stretching term. Solutions that cancel the in-plane stress satisfy $[\zeta, \zeta] = C_g$. We look for solutions with multiplicative separation of variables: $\zeta(X, Y) = f(X)e^{-Y/(2l)}$, which is strongly suggested by the geometry. Therefore the previous equation is reduced to

$$\frac{\partial^2 f}{\partial X^2} f - \left(\frac{\partial f}{\partial X} \right)^2 + 4g_0 = 0. \quad (45)$$

This equation can be solved exactly and the solutions are

$$g_0 > 0, \quad f_1(X) = \frac{\sqrt{4g_0}}{\beta} \sinh(\beta X - \phi), \quad (46)$$

$$g_0 > 0, \quad f_2(X) = \frac{\sqrt{4g_0}}{\beta} \sin(\beta X - \phi), \quad (47)$$

$$g_0 < 0, \quad f_3(X) = \frac{\sqrt{-4g_0}}{\beta} \cosh(\beta X - \phi), \quad (48)$$

where β and ϕ represent, respectively, the wave-number and the phase of the deviation ζ . Those parameters are selected through minimization of the bending energy \mathbb{E}_{bend} :

$$\mathbb{E}_{bend} = \frac{H^3 Y}{9} \iint_{\mathcal{Q}} (\Delta \zeta)^2 dS. \quad (49)$$

For $g_0 > 0$ when the parameter β assumes the value $1/(2l)$, the solution (47):

$$\zeta(X, Y) = 4l\sqrt{g_0} \sin\left(\frac{X}{2l} - \phi\right) e^{-Y/2l} \quad (50)$$

is a solution with zero elastic energy, that is a solution of the full system of equations (the phase has no significance, it is fixed by the origin of coordinates). The other solution (46) for $g_0 > 0$ has a non-vanishing elastic energy and is thus not observed. So growth, although inhomogeneous, does not induce residual stresses in this case. In the shrinking case $g_0 < 0$, minimization of the previous integral yield the following expression for the out of plane displacement (48):

$$\zeta(X, Y) = 4l\sqrt{-g_0} \cosh\left(\frac{X}{2l}\right) e^{-Y/2l}. \quad (51)$$

Note that in this last case, the elastic energy of bending diverges when $l \rightarrow 0$. Note that also, for large X , the deviation ζ also diverges. This suggests that a more appropriate treatment, taking the bending contribution into account, has to be applied near the boundary. On this example, one can notice that a cascade of decreasing wavelengths as we approach to the boundary is not observed since Eq. (50) gives a unique wavelength in the X direction. This is due to our choice of an exponential decay from the border in the reference configuration. Any other choice of decaying law will lead to a much more complex structure for the solution of the Monge–Ampère equation, prohibiting the separation of variables and the possibility to have a unique and constant wavelength in X (Fig. 2).

4.2. Homogeneous growth under constraints: grass blades

Apart from growth inhomogeneities, instabilities may result from constraints coming from boundary conditions. This is a typical situation in plants where the inter-veinal growth can be different from that of the veins, thus leading to residual stresses. Those stresses may, in turn, induce buckling of the sample. The rippling of a grass blade offers an example of patterning by buckling (see Fig. 3). Since growth of the lamina exceeds that of the veins, the lamina is forced to buckle (Dumais, 2007). From a mechanical point of view, this results into a biaxial compression of the strip between the veins. We model the grass blade as an infinite strip in the Y direction, of width b in the X direction, with both edges clamped to the veins which are supposed fixed and infinitely rigid so they resist to both bending and torsion. This is a very crude approximation but we shall see that it leads to a good estimation of the destabilized wavelength. We assume a diagonal growth tensor:

$$\mathbf{G} = \begin{bmatrix} 1+g & 0 & 0 \\ 0 & 1+g & 0 \\ 0 & 0 & 1 \end{bmatrix}. \quad (52)$$

Therefore, in the flat state $(U, V, \zeta) = (0, 0, 0)$ there is a residual in-plane stress $\sigma_0 = \sigma_{XX} = \sigma_{YY} = -2Eg$ arising from growth and the strip is in compression. In this case, the induced Gaussian and mean curvature, respectively, C_G and C_M are zero and the problem is analogous to the study of a biaxially compressed strip (Audoly, 1999; Audoly et al., 2002). We recall here their main results. The linear buckling of the flat sheet has been solved for a long time, through a linear stability analysis of

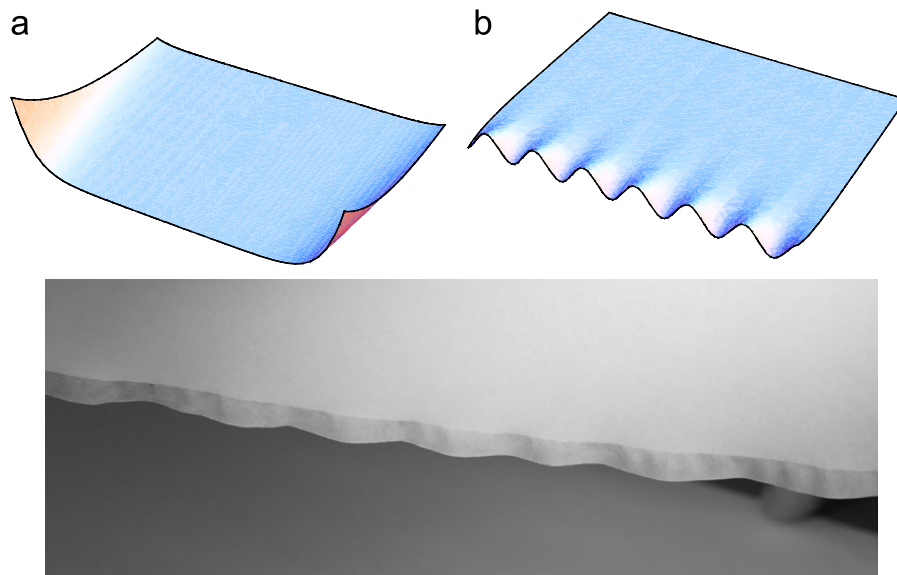


Fig. 2. Up: (a) solution for $g_0 < 0$, (b) solution for $g_0 > 0$. Down: a sheet of paper soaked in water. The wavelength is between 2 and 3 cm. The penetration length of order of the millimeter, thus being in agreement with the theory.

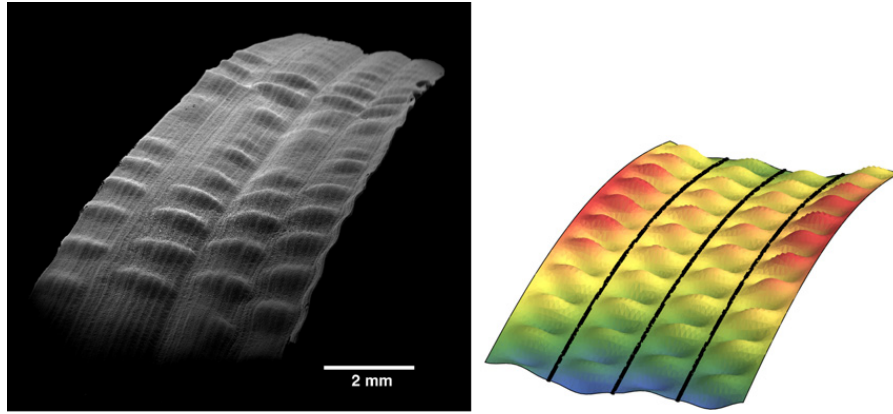


Fig. 3. Left: picture of a grass blade, courtesy of J. Dumais. Right side: representation of several destabilized Euler columns.

the flat state. If the initial compression is above the threshold of about $0.9\sigma_c$, where $\sigma_c = 4\pi^2 D / (Hb^2)$ is the critical load of Euler's Elastica, then the flat state bifurcates to a bump configuration with a wavelength of order $2.6b$. For our growth case, it means that the critical threshold is $g_c = 1.9(H/b)^2$, that is less than one percent for a typical grass blade. However, during development, the growth rate is far above this threshold and nonlinearities occur. To grasp the effect of those nonlinearities, we make use of an exact solution that appears when the threshold in compression is above σ_c . This solution is invariant by translation along the Y axis and is referred to as the Euler column. This solution is a solution of the full system of equations and has zero Gaussian curvature (thus making the equation linear). Therefore this solution is valid away from the threshold and a linear stability analysis of this solution can be performed, thus yielding a different value of the wavelength of the first destabilized mode. At the marginal stability of the Euler column the critical wavelength is found to be approximately $0.8b$ so is considerably reduced from the value given by the linear treatment. This is more in agreement with observations of grass blades. However, two other factors might influence the threshold value as well as the critical wavelength and must therefore be taken into account: the *anisotropy of growth* leads to different compressions in both direction and the *boundary conditions* should include possible bending and torsion of the veins.

5. Conclusion

Using the formalism introduced by Rodriguez et al. (1994), we have developed a theory describing the behavior of thin elastic bodies subject to growth. Using the small thickness of the sheet as an expansion parameter, we have shown that all hyperelastic materials behave according to a generalized Hooke's law and that the equilibrium equations with growth generalize the FvK equations. This extension describes a broad range of physical phenomena involving mass reorganization, from biological growth to thermal dilatation, as well as desiccation. The treatment is especially well suited to growing leaves and also flowers although in the later case, a more nonlinear theory taking into account completely the Gaussian curvature may be more appropriate (Müller et al., 2008). This analysis takes into account growth anisotropy and spatial inhomogeneities. It makes obvious the relation between growth and residual stresses even in absence of loadings by showing the mathematical constraints induced by growth on two-dimensional samples. Since these mathematical requirements are much less restrictive than the physical one, we easily understand why living two-dimensional tissues keep residual stresses. Here we do not treat explicitly the spatial inhomogeneities induced by morphogens. This can be included if necessary by the coupling with a diffusive concentration field. We have focused on two very simple examples one on growth inhomogeneities from a border, the other on a growth process counteracted by the boundary conditions. In both cases, a buckling phenomena with a typical wavelength which can be compared to the physical or biological system is calculated. Another striking instability of elastic surfaces concerns crumpling. This is also explained by using this formalism (Dervaux and Ben Amar, 2008; Müller et al., 2008).

Appendix A. Variational energy method and equilibrium equation

In absence of volumetric forces, the equilibrium equation in the current configuration is given by

$$\nabla(\mathbf{T}) = \mathbf{0}. \quad (53)$$

We can multiply this relation by $\delta \mathbf{x}$ and get

$$\nabla(\mathbf{T})\delta \mathbf{x} = \nabla(\mathbf{T}\delta \mathbf{x}) - \text{Tr}(\mathbf{T}\nabla_x \delta \mathbf{x}) = \mathbf{0}. \quad (54)$$

Once integrated over the volume of the elastic sample in the current configuration, one gets

$$\int_{\delta \mathcal{B}} \mathbf{T} \cdot \delta \mathbf{x} \, ds - \int_{\mathcal{B}} \text{Tr}(\mathbf{T} \cdot \nabla_x \delta \mathbf{x}) \, dv = 0. \quad (55)$$

Let us work on the last integral. Since the Cauchy stress tensor is symmetric and since we have $\nabla_x \delta \mathbf{x} = \delta \mathbf{D} \mathbf{F}^{-1} = (\delta \mathbf{A}) \mathbf{A}^{-1}$, we can easily derive the following relation:

$$\begin{aligned} \text{Tr}[\mathbf{T} \cdot \delta \mathbf{A} \mathbf{A}^{-1}] &= \frac{1}{2} \text{Tr}[\mathbf{T} \cdot ((\delta \mathbf{A}) \mathbf{A}^{-1} + \mathbf{A}^{-t} \delta \mathbf{A}^t)] \\ &= \frac{1}{2J} \text{Tr}[\mathbf{F} \boldsymbol{\sigma} \cdot \mathbf{F}^t (\delta \mathbf{A} \mathbf{A}^{-1} + \mathbf{A}^{-t} \delta \mathbf{A}^t)] \\ &= \frac{1}{2J} \text{Tr}[\boldsymbol{\sigma} \cdot \mathbf{G}^t (\mathbf{A}^t \delta \mathbf{A} + \delta \mathbf{A}^t \mathbf{A}) \mathbf{G}]. \end{aligned} \quad (56)$$

Then the variation of the elastic energy written in the reference configuration, not in the current configuration is then

$$\int_{\mathcal{B}_0} \text{Tr}[\boldsymbol{\sigma} \cdot (\mathbf{G}^t \delta \mathbf{E} \mathbf{G})] dV = \int_{\mathcal{B}_0} \text{Tr}[(\mathbf{G} \boldsymbol{\sigma} \cdot \mathbf{G}^t) \delta \mathbf{E}] dV \quad (57)$$

which allows to define the correct second Piola–Kirchhoff tensor with growth:

$$\tilde{\boldsymbol{\sigma}} = \mathbf{G} \boldsymbol{\sigma} \mathbf{G}^t = J \mathbf{A}^{-1} \mathbf{T} \mathbf{A}^{-t}. \quad (58)$$

Appendix B. Variational derivatives and boundary conditions

In order to compute the variational derivative of the bending energy, let us write down explicitly the expressions for \mathcal{J}_1 and \mathcal{J}_2 :

$$\mathcal{J}_1^{(0)} = 3 + \mathcal{O}[\varepsilon_2^4], \quad \mathcal{J}_1^{(1)} = \mathcal{O}[\varepsilon_2^3], \quad (59)$$

$$\mathcal{J}_1^{(2)} = \mathcal{J}_2^{(2)} = 2 \left[\left(\frac{\partial}{\partial X} \left(\frac{\partial \zeta}{\partial X} - g_{31} - g_{13} \right) + \frac{\partial}{\partial Y} \left(\frac{\partial \zeta}{\partial Y} - g_{32} - g_{23} \right) \right)^2 - \mathcal{A} \right] + \mathcal{O}[\varepsilon_2^3] \quad (60)$$

with

$$\mathcal{A} = [\zeta, \zeta] + \frac{\partial}{\partial X} \left(\frac{\partial(g_{13} + g_{31})}{\partial Y} \frac{\partial \zeta}{\partial Y} - \frac{\partial(g_{23} + g_{32})}{\partial Y} \frac{\partial \zeta}{\partial X} \right) + \frac{\partial}{\partial Y} \left(\frac{\partial(g_{23} + g_{32})}{\partial X} \frac{\partial \zeta}{\partial X} - \frac{\partial(g_{13} + g_{31})}{\partial X} \frac{\partial \zeta}{\partial Y} \right) + \mathcal{B}. \quad (61)$$

\mathcal{B} being a differential operator independent of ζ , so without importance for the variational process, $[\zeta, \zeta]$ has been defined by Eq. (41). One can notice that terms dependent of ζ in \mathcal{A} can be written as a divergence of a vector which proves that \mathcal{A} is a boundary term. We see that $\mathcal{J}_1^{(2)}$ and $\mathcal{J}_2^{(2)}$ do not depend on U_0 and V_0 . Moreover $\mathcal{J}_\alpha^{(1)}$ is of order $\sim \zeta^3$ and $\mathcal{J}_\alpha^{(2)}$ is of order $\sim \zeta^2$. Let's focus to the case of interest where (at least) one of the two coefficients c_{10} and c_{01} does not vanish. Such a case is relevant to the physics of soft tissues because the Neo-Hookean, Mooney–Rivlin, Fung and Gent models for strain-energy function fall in this category and are usually used to describe various soft tissues. Let us focus on the variational derivative of the Laplacian term:

$$\begin{aligned} \frac{1}{2} \delta (\Delta \zeta - C_M)^2 &= (\Delta \zeta - C_M) \Delta \delta \zeta = (\Delta \zeta - C_M) \nabla \cdot \nabla \delta \zeta \\ &= \nabla \cdot ((\Delta \zeta - C_M) \nabla \delta \zeta) - \nabla \delta \zeta \cdot \nabla (\Delta \zeta - C_M) \\ &= \nabla \cdot [(\Delta \zeta - C_M) \nabla \delta \zeta] - \nabla \cdot [\delta \zeta \nabla (\Delta \zeta - C_M)] + \delta \zeta (\Delta^2 \zeta - \Delta C_M). \end{aligned} \quad (62)$$

Since all the differential operators are two-dimensional, we can transform the surface integral involving the first two terms of the previous equation into two contour integrals, so into boundary contributions:

$$\iint_{\mathcal{Q}} \nabla \cdot [(\Delta \zeta - C_M) \nabla \delta \zeta] dS = \oint_{\mathcal{C}} (\Delta \zeta - C_M) (\mathbf{n} \cdot \nabla \delta \zeta) dL = \oint_{\mathcal{C}} (\Delta \zeta - C_M) \frac{\partial \delta \zeta}{\partial n} dL \equiv \mathcal{C}_1 \quad (63)$$

as well as

$$\iint_{\mathcal{Q}} \nabla \cdot (\delta \zeta \nabla (\Delta \zeta - C_M)) dS = \oint_{\mathcal{C}} \delta \zeta \frac{\partial (\Delta \zeta - C_M)}{\partial n} dL \equiv \mathcal{C}_2. \quad (64)$$

In addition, the variational derivative of the Gaussian curvature reads

$$\delta[\zeta, \zeta] = \frac{\partial}{\partial X} \left(\frac{\partial \delta \zeta}{\partial Y} \frac{\partial^2 \zeta}{\partial Y \partial X} - \frac{\partial \delta \zeta}{\partial X} \frac{\partial^2 \zeta}{\partial Y^2} \right) + \frac{\partial}{\partial Y} \left(\frac{\partial \delta \zeta}{\partial X} \frac{\partial^2 \zeta}{\partial Y \partial X} - \frac{\partial \delta \zeta}{\partial Y} \frac{\partial^2 \zeta}{\partial X^2} \right) \quad (65)$$

that is the divergence of some vector as the total variation of \mathcal{A} . Consequently, the variational derivative of the integral including \mathcal{A} can be written as a contour integral that we shall note \mathcal{C}_3 . Following Landau and Lifchitz (1990), we rewrite here the expression for \mathcal{C}_3 :

$$\begin{aligned} \mathcal{C}_3 \equiv & \oint_{\mathcal{C}} \frac{\partial \delta \zeta}{\partial n} \left\{ \sin \theta \cos \theta \left(2 \frac{\partial^2 \zeta}{\partial X \partial Y} + \frac{\partial(g_{13} + g_{31})}{\partial Y} + \frac{\partial(g_{23} + g_{32})}{\partial X} \right) \right. \\ & \left. - \sin^2 \theta \left(\frac{\partial^2 \zeta}{\partial X^2} + \frac{\partial(g_{13} + g_{31})}{\partial X} \right) - \cos^2 \theta \left(\frac{\partial^2 \zeta}{\partial Y^2} + \frac{\partial(g_{23} + g_{32})}{\partial Y} \right) \right\} dL \\ & - \oint_{\mathcal{C}} \frac{\partial \delta \zeta}{\partial l} \left\{ \sin \theta \cos \theta \left(\frac{\partial^2 \zeta}{\partial Y^2} - \frac{\partial^2 \zeta}{\partial X^2} - \frac{\partial(g_{13} + g_{31})}{\partial X} + \frac{\partial(g_{23} + g_{32})}{\partial Y} \right) \right. \\ & \left. + (\cos^2 \theta - \sin^2 \theta) \frac{\partial^2 \zeta}{\partial X \partial Y} + \cos^2 \theta \frac{\partial(g_{13} + g_{31})}{\partial Y} - \sin^2 \theta \frac{\partial(g_{23} + g_{32})}{\partial X} \right\} dL, \end{aligned} \quad (66)$$

where θ is the angle between the normal direction at the boundary and the x -axis. The variational derivative of the bending energy reduces to

$$\delta E_{bend} = \frac{H^3}{3} (c_{10} + c_{01}) \left(2\mathcal{C}_1 - 2\mathcal{C}_2 - \mathcal{C}_3 + 2 \iint_{\mathcal{D}} (\Delta^2 \zeta - \Delta C_M) \delta \zeta dS \right). \quad (67)$$

If the edge of the plate is free, that is if it is not subject to any force or torque, then the boundary conditions reads

$$\begin{aligned} & - \frac{\partial(\Delta \zeta - C_M)}{\partial n} + \frac{1}{2} \frac{\partial}{\partial l} \left\{ \sin \theta \cos \theta \left(\frac{\partial^2 \zeta}{\partial Y^2} - \frac{\partial^2 \zeta}{\partial X^2} - \frac{\partial(g_{13} + g_{31})}{\partial X} + \frac{\partial(g_{23} + g_{32})}{\partial Y} \right) \right. \\ & \left. + (\cos^2 \theta - \sin^2 \theta) \frac{\partial^2 \zeta}{\partial X \partial Y} + \cos^2 \theta \frac{\partial(g_{13} + g_{31})}{\partial Y} - \sin^2 \theta \frac{\partial(g_{23} + g_{32})}{\partial X} \right\} = 0, \\ & (\Delta \zeta - C_M) + \frac{1}{2} \left\{ \sin \theta \cos \theta \left(2 \frac{\partial^2 \zeta}{\partial X \partial Y} + \frac{\partial(g_{13} + g_{31})}{\partial Y} + \frac{\partial(g_{23} + g_{32})}{\partial X} \right) \right. \\ & \left. - \sin^2 \theta \left(\frac{\partial^2 \zeta}{\partial X^2} + \frac{\partial(g_{13} + g_{31})}{\partial X} \right) - \cos^2 \theta \left(\frac{\partial^2 \zeta}{\partial Y^2} + \frac{\partial(g_{23} + g_{32})}{\partial Y} \right) \right\} = 0. \end{aligned}$$

References

- Ambrosi, D., Mollica, F., 2002. On the mechanics of a growing tumor. *Int. J. Eng. Sci.* 40 (12), 1297–1316.
- Audoly, B., 1999. Stability of straight delamination blisters. *Phys. Rev. Lett.* 83, 4124–4127.
- Audoly, B., Boudaoud, A., 2003. Self-similar structures near boundaries in strained systems. *Phys. Rev. Lett.* 91, 086105.
- Audoly, B., Roman, B., Pocheau, A., 2002. Secondary buckling patterns of a thin plate under in plane compression. *Eur. Phys. J. B* 27, 7–10.
- Ben Amar, M., Goriely, A., 2005. Growth and instability in elastic tissues. *J. Mech. Phys. Solids* 53, 2284–2319.
- Ben Amar, M., Pomeau, Y., 1997. Crumpled paper. *Proc. R. Soc. A* 453, 729–755.
- Cerda, E., Mahadevan, L., 1998. Conical surfaces and crescent singularities in crumpled sheets. *Phys. Rev. Lett.* 80, 2358.
- Ciarlet, P.G., 1980. A justification of the von Kármán equations. *Arch. Rat. Mech. Analysis* 73, 349.
- Ciarletta, P., Micera, S., Accoto, D., Dario, P., 2006. A novel microstructural approach in tendon viscoelastic modeling at the fibrillar level. *J. Biomech.* 39, 2034–2042.
- Ciarletta, P., Dario, P., Micera, S., 2008. Pseudo-hyperelastic model of tendon hysteresis from adaptative recruitment of collagen type I fibrils. *Biomaterials* 29, 764–770.
- Coen, E., Rolland-Lagan, A.G., Matthews, M., Bangham, J.A., Prusinkiewicz, P., 2004. The genetics of geometry. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 101, 4728–4735.
- Cowin, S.C., 1999. Structural changes in living tissues. *Meccanica* 34, 379–398.
- Cowin, S.C., Hegedus, D.H., 1976. Bone remodeling I: a theory of adaptive elasticity. *J. Elasticity* 6, 313–325.
- Dervaux, J., Ben Amar, M., 2008. Morphogenesis of growing soft tissues. *Phys. Rev. Lett.* 101, 068101.
- Douglas, J., 1931. Solution of the problem of plateau. *Trans. Amer. Math. Soc.* 33 (1), 263–321.
- Drozdz, A.D., Khanina, H., 1997. A model for the volumetric growth of soft tissue. *Math. Comput. Modelling* 25, 11–29.
- Dumais, J., 2007. Can mechanics control pattern formation in plants? *Curr. Opin. Plant. Biol.* 10, 58–62.
- Efrati, E., Sharon, E., Kupferman, R., 2008. Elastic theory of unconstrained non-Euclidian plates. Preprint.
- Entov, V.M., 1983. Mechanical model of scoliosis. *IMech. Solids* 18, 199–206.
- Erbay, H.A., 1997. On the asymptotic membrane theory of thin hyperelastic plates. *Int. J. Eng. Sci.* 35, 151–170.
- Föppl, A., 1907. *Vorlesungen über technische Mechanik*, Leipzig.
- Fung, Y.C., 1990. *Biomechanics: Motion, Flow, Stress, and Growth*. Springer, New York.
- Fung, Y.C., 1993. *Biomechanics: Material Properties of Living Tissues*. Springer, New York.
- Goriely, A., Ben Amar, M., 2005. Differential growth and instability in elastic shells. *Phys. Rev. Lett.* 94, 198103–198107.
- Goriely, A., Ben Amar, M., 2007. On the definition and modeling of incremental, cumulative and continuous growth laws in morphoelasticity. *Biomech. Model. Mechanobiol.* 6, 289–296.
- Goriely, A., Destade, M., Ben Amar, M., 2006. Instabilities in elastomers and in soft tissues. *Quart. J. Mech. Appl. Math.* 59, 615–630.
- Green, P.B., 1996. Transductions to generate plant form and pattern: an essay on cause and effect. *Ann. Botany* 78, 269–281.

- Guven, J., Müller, M.M., 2008. How paper folds: bending with local constraints. *J. Phys. A: Math. Theor.* 41 (5), 055203.
- Haughton, D.M., 2001. Elastic membranes. In: Ogden, R.W., Fu, Y.-B. (Eds.), *Finite Elasticity: Theory and Applications*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 233 (Chapter 7).
- Hsu, F.H., 1968. The influences of mechanical loads on the form of a growing elastic body. *J. Biomech.* 1, 303–311.
- Klein, Y., Efrati, E., Sharon, E., 2007. Shaping of elastic sheets by prescription of non-Euclidian metrics. *Science* 315, 1116–1120.
- Landau, L., Lifchitz, E., 1990. *Théorie de l'élasticité*. Mir, Moscow.
- Lipponen, P., Leppänen, T., Kouko, J., Hämäläinen, J., 2008a. Elasto-plastic approach for paper clocking phenomenon: on the importance of moisture gradient. *Int. J. Solid Struct.* 45, 3596–3609.
- Lipponen, P., Leppänen, T., Erkkilä, A.L., Hämäläinen, J., 2008b. Effect of drying on simulated cockling of paper. Preprint.
- Lubarda, V.A., 2004. Constitutive theories based on the multiplicative decomposition of deformation gradient: thermoelasticity, elastoplasticity and biomechanics. *Appl. Mech. Rev.* 57, 95–108.
- Marder, M., Papanicolaou, N., 2006. Geometry and elasticity of strips and flowers. *J. Stat. Phys.* 125 (5–6), 1069–1096.
- Marder, M., Deegan, R.D., Sharon, E., 2007. Crumpling, buckling and cracking: elasticity of thin sheets. *Phys. Today* 60, 33–38.
- Müller, M.M., Ben Amar, M., Guven, J., 2008. Conical defects in growing sheets. *Phys. Rev. Lett.* 101, 156104.
- Naghdi, P.M., 1990. A critical review of the state of finite plasticity. *Z. Angew. Math. Phys.* 41 (3), 315–394.
- Newell, A.C., Shipman, P.D., 2005. Plants and fibonacci. *J. Stat. Phys.* 121, 937–968.
- Nichols, W.W., O'Rourke, M.F., 1998. *McDonald's Blood Flow in Arteries*, fourth ed. Arnold, London.
- Ogden, R.W., 1997. *Non-Linear Elastic Deformations*. Dover, New York.
- Rodriguez, A.K., Hoger, A., McCulloch, A., 1994. Stress-dependent finite growth in soft elastic tissue. *J. Biomech.* 27, 455–467.
- Rolland-Lagan, A.G., Bangham, J.A., Coen, E., 2003. Growth dynamics underlying petal shape and asymmetry. *Nature* 422, 161–163.
- Roy, C., 1880. The elastic properties of the arterial wall. *Philos. Trans. R. Soc. London B* 99, 1–31.
- Sharon, E., Roman, B., Marder, M., Shin, S.H., Swinney, H.L., 2002. Mechanics: buckling cascades in free sheets. *Nature* 419, 519–580.
- Skalak, R., 1981. Growth as a finite displacement field. In: Carlson, D.E., Shield, R.T. (Eds.), *Proceedings of the IUTAM Symposium on Finite Elasticity*. Martinus Nijhoff, The Hague.
- Skalak, R., Tozeren, A., Zarda, R.P., Chien, S., 1973. Strain energy function of red blood cell membranes. *Biophys. J.* 13, 245–264.
- Stein, A.A., 1995. The deformation of a rod of growing biological material under longitudinal compression. *J. Appl. Math. Mech.* 59, 139–146.
- Taber, L., 1995. Biomechanics of growth, remodeling and morphogenesis. *Appl. Mech. Rev.* 48, 487–545.
- Treloar, L.R.G., 1975. *The Physics of Rubber Elasticity*, third ed. Oxford University, Oxford.
- Wertheim, M.G., 1847. Mémoire sur l'élasticité et la cohésion des principaux tissus du corps humain. *Ann. Chim. Phys.* 21, 385–414.
- von Kármán, T., 1907. *Enzyklopädie der mathematischen Wissenschaften, Forschungsarbeiten*, Berlin.



Publication III

Elastic growth in thin geometries.

Julien Dervaux et Martine Ben Amar

EDP Sciences : Origins of Life : Self-Organization and/or Biological Evolution ?, 79-94 (2009).

Elastic growth in thin geometries

J. Dervaux and M. Ben Amar

*Laboratoire de Physique Statistique de l'École Normale Supérieure,
24 rue Lhomond, 75230 Paris Cedex 05, France
e-mail: benamar@lps.ens.fr*

Abstract. Generation of shapes in biological tissues is a complex multiscale phenomenon. Biochemical details of cell proliferation, death and mobility can be incorporated within a continuum mechanical framework by specifying locally the amplitude and direction of growth. For tissues exhibiting an elastic behavior, equilibrium shapes of growing bodies can be evaluated through the minimization of an appropriate energy. This model is applied to thin shells and plates, a geometry relevant to nuts and pollen grains but also leaves, petals and algae.

1. INTRODUCTION

Morphogenesis describes the set of processes by which a living organism changes its shape. For example, the growth of plants is governed by genetics, atmospheric conditions such as mechanical forces (wind, gravity) or sun exposition, chemical and physical properties of the environment, resulting in a broad and beautiful variety of shapes and functions. All living tissues, both animals and vegetals, share this ability to grow. Evolution of shapes takes place during healthy as well as pathological (e.g. tumors) development. The biological development involves a causal chain of transductions from the genome to the structural level (Green 1996). In particular, the process by which patterns of differentiated cells appear in tissues is well understood. Morphogens are signalling molecules that diffuse within the tissue and produce specific cell response depending on both the concentration (Wolpert 1996; Ashe & Briscoe 2006) and the slope of the gradient of concentration (Rogulja & Irvine 2005). They are defined through their function rather than their chemical nature. For example, the morphogen Sonic hedgehog homolog is a protein that controls the development of limbs and spinal cord in mammals (Nüsslein-Volhard & Wieschaus 1980) whereas retinoic acid is thought to be involved in embryo development of the zebra fish hindbrain (White et al. 2007). In the *Drosophila* fly, the transcription factor BCD, coded by the gene Bicoïd, is a protein that binds to the DNA of other cells and activates the expression of specific genes (like orthodenticle or hunchback), depending on its concentration (high and low, respectively) (Struhl et al. 1989). Since BCD is secreted locally by a source, gradients of concentration appear and form several regions of differentiated cells, depending on which threshold is reached in every cell by the concentration distribution, introducing an anteroposterior polarity in *Drosophila*. In this line of thought, and following Turing's seminal work, reaction/diffusion models have been developed to explain the complex emerging patterns of differentiated cells (Cruywagen et al. 1992, 1997; Kondo 2002). In addition to being essential to organogenesis by inducing cellular differentiation, gradients

of morphogens control cell proliferation (Rogulja & Irvine 2005) and thus ultimately the shape of organs. How the growth of individual cells pushing each others results in the observed macroscopic shape (and the associated residual stress field) is, however, less clear and the object of an active research.

The idea that mechanics play an important role in the shape's determination of vegetal or animal tissues has been raised almost a century ago by the biologist D'Arcy Thompson (1992) and has subsequently raised harsh criticism but also praises (Gould 1971; Dumais 2007). D'Arcy Thompson proposed that evolution alone could not explain macroscopic shapes and that living organisms are subject to physical laws in the same way as inanimate matter: *"The waves of the sea, the little ripples on the shore, the sweeping curve of the sandy bay between the headlands, the outline of the hills, the shape of the clouds, all these are so many riddles of form, so many problems of morphology, and all of them the physicist can more or less easily read and adequately solve: solving them by reference to their antecedent phenomena, in the material system of mechanical forces to which they belong, and to which we interpret them as being due Nor is it otherwise with the material forms of living things. Cell and tissue, shell and bone, leaf and flower, are so many portions of matter, and it is in obedience to the laws of physics that their particles have been moved, moulded and conformed."*

Indeed, the description of the collective behavior of interacting particles is a central question of physics. Due to the highly organized (that is strongly correlated) nature of their numerous components, statistical physics is not much useful, and biological objects are best described within a continuum mechanics framework. When cells and fibers are sparse, that is when they form a suspension (as seen in the circulatory system or the bone marrow) rather than a dense connected network, reaction/diffusion models alone are appropriate because elastic effects can be neglected. On the other hand, for materials that are highly packed with fibres (connective tissues) or which cells are rigid and bound together (epithelial tissues), elasticity must be taken into account. Examination of living tissues from a scale at which they appear continuous (that is above the characteristic length scale of cells, microtubules and other fibers) reveals several macroscopic properties of interest:

- *Anisotropy*: fibers (elastin, collagen, myofibrils) endow biological tissues with directional properties (Ciarletta et al. 2006, 2008; Ciarletta & Ben Amar 2009).
- *Non-linearity*: soft tissues exhibit a typical strain-hardening behavior. An increase of strain comes with an increase of the stiffness. This is also associated with the presence of fibers which elasticity comes into play only when they have uncrumpled, overriding the elasticity of the underlying matrix.
- *Incompressibility*: a high volume fraction of water results in a high volumetric stiffness.

Those properties, reminiscent of those of rubber (Ogden 1997; Treloar 1975; Goriely et al. 2006; Wertheim 1847; Roy 1880), are best described using finite elasticity (Fung 1990, 1993; Skalak et al. 1973; Humphrey 2003). From a macroscopic perspective, growth is a rather slow process (compared to typical mechanical time scales in living tissues) with significant variations taking place in hours or days (Taber 1995). Growth can be localised to surfaces (Skalak & Hoger 1997) (like accretion at the external surface of a shell) or extends throughout the volume (volumetric growth). While the former case mostly concerns hard tissues (teeth, bones) the latter is characteristic of soft tissues (muscles, tendons, solid tumors, skin). Volumetric growth involves a variation of the

bulk mass which may or not be compatible with the sample's surroundings (boundary conditions). In addition, adjacent particles of a biological body may evolve at different growth rates (inhomogeneity) and/or in different directions (anisotropy). Thus in order to maintain integrity, that is to prevent the body from overlapping with itself (or with external boundaries) as well as forming holes, stresses are necessary (Ambrosi & Mollica 2002; Ben Amar & Goriely 2005; Goriely & Ben Amar 2005). They are referred to as *residual stresses* and play a fundamental role in the generation of shapes. Therefore the general idea underlying the physical representation of growth of biological tissues is that the general deformation is due to both growth and elasticity (Hsu 1968; Cowin & Hegedus 1976; Skalak 1981; Entov 1983; Stein 1995; Drozdov & Khanina 1997; Hoger 1999).

In all generality, the growth process itself is affected by internal and external loadings. This fact has been known for at least a thousand years as attested by the foot binding custom in medieval China. In the biomechanical literature, this coupling is often referred to as Wolff's law and states that bones develop in response to applied loadings, although this is true for soft tissues as well. It is interesting to note that although the influence of external forces on growth is easily observed and despite a few attempts to derive macroscopic constitutive relationships between local growth rates and stresses (Cowin & Hegedus 1976; Cowin 1983), the detailed biochemistry underlying this coupling, that is Wolff's law's microscopical counterpart, remains obscure.

To apprehend the growth process macroscopically, it is assumed that the overall deformation can be decomposed in two fundamental steps (Rodriguez et al. 1994): a growth process, assumed as known and possibly incompatible, followed by an elastic relaxation ensuring the compatibility of the body. Those two processes can be represented as tensors, the product of the two being the gradient of the overall deformation. The cumulative growth rates (in the present case, the components of the growth tensor) are the control parameters from which stresses and strains can be calculated using minimization of an appropriate energy. This energy, according to this model, only depends on the elastic part of the forementioned decomposition. Note that this model is not incompatible with the diffusion process. While diffusion models explain what positional information each cell will get and therefore which program of differentiation and proliferation the cell will start, the elastic model aims at describing how this individual program translates at a larger scale. In this respect, several authors have attempted to couple the diffusion process with the elasticity of the tissue in a mixture theory (Humphrey & Rajagopal 2002).

This paper is devoted to illustrate this macroscopic theory of elastic growth in two simple geometries: a shell and a plate. We shall see that, whatever the biochemical details governing the growth process are, the resultant shape and stresses of a simple growing biological body can be derived from minimization of an elastic energy.

In a first part we briefly introduce the necessary tools of finite elasticity that we shall use later on, as well as the multiplicative decomposition of the gradient deformation tensor.

In a second part, we study the growth of shells under external pressure. This is relevant to spherical connective solid tumors for example. In those cases, growth takes place at the outer shell of the tumor, leaving a core of necrosed cells inside. In the botanic realm, several examples of shells are also observed : pollen grains possess an external hard spherical shell (exine) enclosing a few soft cells while nuts also present a hard nutshell enclosing the fruit. This geometry allows us to investigate how the material non-linearity

and geometry can influence the stability of growing shells. The large homogeneous anisotropic growth rates lead to an increase in the thickness on one hand and emergence of residual stresses that pile up on the other hand. The competition between those geometrical and mechanical effects can either stabilize or destabilize the shell depending on its thickness. Moreover, this stability depends on the constitutive equation describing the material. A rather counterintuitive result is the fact that strain-hardening effect can decrease the stability of shells.

In a third part, we focus on thin hyperelastic plates. This geometry is widely encountered in nature, since petals or leaves are flat tissues and have been the subject of several studies (Coen et al. 2004; Rolland-lagan et al. 2003; Green 1996; Newell & Shipman 2005). Furthermore, a variety of cancers originate from the stem cells of the epithelial tissue, usually a thin layer of cells linked to a thick soft connective tissue, so this geometry is relevant to tumor growth. In the limit of small thickness (compared to the lateral dimensions of the plate) and moderate deflections (in a sense to be precised later), the equilibrium equations are dominated by geometrical effects and are independent of the constitutive equation. Growth acts as a source of curvature and can induce non-trivial shapes. When those shapes are not available physically (they may exist mathematically), buckling occurs to release the residual stresses, leading to morphogenesis (Dervaux & Ben Amar 2008; Dervaux et al. 2009; Müller et al. 2008).

2. ELEMENTS OF FORMALISM AND NOTATIONS

Referring to the classical formulation of nonlinear elasticity, we consider an elastic body $\mathcal{B} \in \mathbb{R}^3$ in the reference configuration Ω_0 . The deformation can be defined as an objective mapping $\chi: \Omega_0 \rightarrow \Omega$ that transforms the material point $\mathbf{X} \in \Omega_0$ to a position $\mathbf{x} = \chi(\mathbf{X}, t)$ in the current configuration Ω . Defining the *geometric deformation tensor* by $\mathbf{F} = \partial \mathbf{x} / \partial \mathbf{X}$, a multiplicative, also called Kröner-Lee, decomposition has been proposed to incorporate the growth process (Rodriguez et al. 1994):

$$\mathbf{F} = \mathbf{A}\mathbf{G} \quad (2.1)$$

where \mathbf{G} is referred to as the *growth tensor*, and \mathbf{A} as the *elastic deformation tensor*, that represents the purely elastic contribution needed to maintain the overall compatibility of the mapping. Since the material is *elastically incompressible*, then we have $\det \mathbf{A} = 1$ and $J = \det \mathbf{F} = \det \mathbf{G}$ describes the local change in volume due to growth. The model states: (i) that there exists a zero-stress reference state, (ii) that the geometric deformation gradient \mathbf{F} admits a multiplicative decomposition in the form of Eq. (2.1), and (iii) that the response function of the material only depends on the elastic part of the total deformation. Some subtle aspects of this formulation have been discussed (Lubarda 2004; Goriely & Ben Amar 2007) but we shall point out that this theory of finite elastic growth treats the main features of the growth process: large changes of volume, anisotropy of growth, emergence of residual stresses and even time-dependent processes. Since growth is mathematically represented by a tensor, this formalism incorporates easily the spatial inhomogeneities as well as the anisotropy of growth, which is essential for plants (Coen et al. 2004). Moreover, as we consider very slow growth phenomena compared to elastic or viscoelastic relaxation, the system will be at the elastic equilibrium even if the tensors are time-dependent. Consider a free homogeneous elastic body with zero stress in its

reference configuration and let it undergo a homogeneous isotropic growth (that is space-independent). In that case, there exists an affine mapping describing the shape change, i.e. it is a well defined deformation which does not introduce any overlap or cavitation and there is no need for an elastic accommodation of the body. This situation is atypical and only arises when the growth tensor defines a deformation and therefore a current, stress-free, configuration. In the general case, the growth tensor is not the gradient of a deformation and an elastic process is needed (which is not a deformation either), consequently inducing residual stresses within the material even in the absence of external loading. In that case the grown “state” cannot be physically achieved (it is why we do not use the word configuration). However, the third point states that if the stress happens to be zero at a material point of the body, then the value of the growth tensor at that point is equal to the geometric deformation tensor. This provides the conceptual tool to build the grown “state”: by applying external loads to the body in the current configuration, one can locally reduce the stress to zero at a material point (but not in the whole body), the growth tensor is then equal to the value of the geometric deformation tensor at that point. That is there is locally a deformation that describes the grown “state”, which is therefore a *collection of configurations*. For that reason, the growth tensor \mathbf{G} and the elastic tensor \mathbf{A} are sometimes referred to as *local deformation tensors*.

These assumptions allow to define an hyperelastic strain energy function \mathcal{W} for the material body, as a function of the tensor $\mathbf{A} = \mathbf{F} \mathbf{G}^{-1}$. In the following we focus on incompressible homogeneous isotropic materials, so that the strain energy function will only depend on the two first invariants \mathcal{I}_1 and \mathcal{I}_2 of the right Cauchy-Green elastic deformation tensor $\mathbf{C} = \mathbf{A}^t \mathbf{A}$. Furthermore, under the regularity assumption that \mathcal{W} is continuously differentiable infinitely many times with respect to $\mathcal{I}_1, \mathcal{I}_2$, we can write \mathcal{W} as:

$$\mathcal{W}(\mathcal{I}_1, \mathcal{I}_2) = \sum_{k,l=0}^{\infty} c_{kl} (\mathcal{I}_1 - 3)^k (\mathcal{I}_2 - 3)^l. \quad (2.2)$$

So that the strain-energy function is entirely determined by the values of the coefficients c_{kl} . Note that several strain-energy functions commonly used in the literature only involve the first coefficients of this development, c_{01} and c_{10} . This is the case of the Mooney-Rivlin and Neo-Hookean models for example. Since we consider elastically incompressible materials we have to consider the scalar relationship $C(\mathbf{A}) = \det \mathbf{A} - 1 = 0$, so that the *nominal stress tensor* \mathbf{S} (also called *first Piola-Kirchhoff tensor*) can be written as:

$$\mathbf{S} = J \frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \mathbf{F}} - p J \frac{\partial C(\mathbf{A})}{\partial \mathbf{F}} = J \mathbf{G}^{-1} \frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \mathbf{A}} - p J \mathbf{G}^{-1} \mathbf{A}^{-1}, \quad (2.3)$$

The *second Piola-Kirchhoff tensor* $\boldsymbol{\sigma}$, which is the force mapped to the undeformed configuration on undeformed area, is defined as $\boldsymbol{\sigma} = (\mathbf{F}^{-1})^t \mathbf{S}$. Note that the nominal stress tensor is not symmetric, while the second Piola-Kirchhoff tensor is symmetric, being $\boldsymbol{\sigma} = J \partial \mathcal{W} / \partial (\mathbf{C}) - p J \mathbf{C}^{-1}$. The *Cauchy stress tensor* \mathbf{T} , which gives the stress after deformation in the current configuration, is found through the geometric connection:

$$\mathbf{T}^t = J^{-1} \mathbf{F} \mathbf{S} = \mathbf{A} \left(\frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \mathbf{A}} - p \frac{\partial C(\mathbf{A})}{\partial \mathbf{A}} \right). \quad (2.4)$$

In order to express the stress tensors in terms of the invariants \mathcal{I}_1 and \mathcal{I}_2 , let us consider the following relations:

$$\frac{\partial \mathcal{I}_1}{\partial \mathbf{A}} = 2\mathbf{A}^t \quad \text{and} \quad \frac{\partial \mathcal{I}_2}{\partial \mathbf{A}} = 2(\mathcal{I}_1 \mathbf{I} - \mathbf{A}^t \mathbf{A}) \mathbf{A}^t. \quad (2.5)$$

The Cauchy stress, from Eqs. (2.4, 2.5), can be rewritten as:

$$\mathbf{T} = 2 \frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \mathcal{I}_1} \mathbf{A} \mathbf{A}^t + 2 \frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \mathcal{I}_2} (\mathcal{I}_1 \mathbf{A} \mathbf{A}^t - \mathbf{A} \mathbf{A}^t \mathbf{A} \mathbf{A}^t) - p \mathbf{I}. \quad (2.6)$$

so that $\mathbf{T}^t = \mathbf{T}$, which is the local form of Cauchy's second law of motion for the balance of rotational momentum. We also define the Green tensor \mathbf{E} as $\mathbf{E} = (1/2)(\mathbf{A}^t \mathbf{A} - \mathbf{I})$.

3. SHELLS

Consider a growing hyperelastic incompressible shell under applied loads. We work with spherical coordinates denoted by (R, Θ, Φ) in the reference configuration. Let us denote the inner and outer radii of the spherical shell by $R = A$ and $R = B$ in the reference configuration. After deformation, the shell is now described by its radius $r = r(R)$. Assume the growth process is axially symmetric, the tensor \mathbf{G} can be written:

$$\mathbf{G} = \text{diag}(\gamma_1, \gamma_2, \gamma_2). \quad (3.1)$$

Isotropic growth is achieved when $\gamma_1 = \gamma_2$. When $\gamma_2 > \gamma_1$, growth is *circumferential* whereas $\gamma_1 > \gamma_2$ is referred to as *radial* growth. The relevant growth parameter is therefore $\gamma = \gamma_1/\gamma_2$. Accordingly, the geometric deformation tensor is given by:

$$\mathbf{F} = \text{diag}(r', r/R, r/R). \quad (3.2)$$

According to the multiplicative decomposition, the elastic strain tensor reads:

$$\mathbf{A} = \text{diag}(\alpha_1, \alpha_2, \alpha_2). \quad (3.3)$$

Incompressibility condition yields the following consequences: $\alpha_2 = \alpha$, $\alpha_1 = \alpha^{-2}$ and, using $\mathbf{F} = \mathbf{A} \mathbf{G}$, we get that $r' = \alpha^{-2} \gamma_1$ and $r/R = \alpha \gamma_2$. Combining the last two relations and integrating in the radial direction gives:

$$r^3 - a^3 = 3 \int_A^R \gamma_1 \gamma_2^2 R^2 dR. \quad (3.4)$$

Assuming the growth process is homogeneous, this relation can be integrated:

$$\alpha^3 = \gamma \left(1 - \frac{A^3}{R^3} \right) + \frac{a^3}{\gamma_2^3 R^3} \quad (3.5)$$

Without loss of generality, we can take the internal radial stress $T_R(A) = 0$ and $T_R(B) = -P$. If $P > 0$ the shell is subject to an external pressure otherwise the shell is inflated with an internal pressure $-P$. This boundary condition yields:

$$-P = \gamma \int_{\alpha_a}^{\alpha_b} \frac{\partial_\alpha \mathcal{W}}{(\gamma - \alpha^3)} d\alpha \quad (3.6)$$

where \mathcal{W} is the strain energy function. The last two relations allow one to find the inner strain α_a and thus the overall deformation $r(R)$.

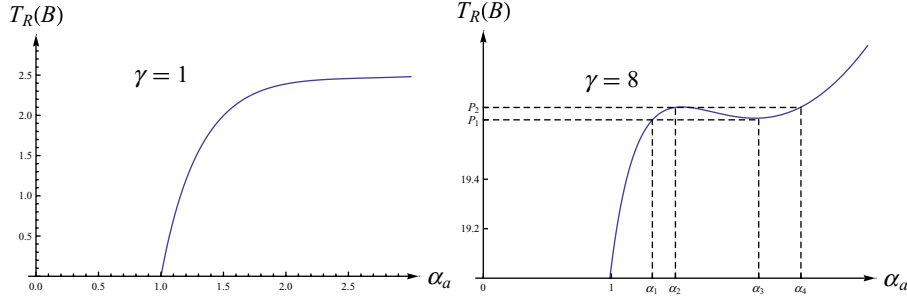


Figure 1. When the growth parameter is high enough (meaning the growth process is largely anisotropic), an inflation jump can occur. Here are shown the stress-strain curves for different values of γ . Left: for $\gamma = 1$, the curve is strictly concave and the inner strain α_a increases monotonically with increased pressure. Right: for $\gamma = 8$, an increase in pressure yields a discontinuous increase of α_a .

3.1. Inflation jump

An interesting effect that can be induced by growth is an inflation jump. This hysteresis effect arises when the stress $T_R(B)$ as a function of the inner stretch α_a loses its monotonicity and present both a local minimum and a local maximum at finite stretch. In the case of a Mooney-Rivlin material, the strain-energy function can be written $\mathcal{W} = \mu_1 (\alpha_1^2 + \alpha_2^2 + \alpha_3^2 - 3) + \mu_2 (\alpha_1^{-2} + \alpha_2^{-2} + \alpha_3^{-2} - 3)$. As represented in figure 1, when the pressure is increased and reached the value P_2 , the inner strain ‘‘jumps’’ from α_2 to α_4 . Conversely, when the pressure is reduced to P_1 , the strain goes from α_3 to α_1 .

3.2. Bifurcation

We now consider the stability of a shell with respect to infinitesimal deformations. The general procedure for solving the equilibrium equations around the grown state obtained previously involves the expansion of the solution in spherical harmonics and resolution for each mode. Two simplifications arise: firstly, the displacement in the direction \mathbf{u}_ϕ decouples from the two other directions and does not play a role in the determination of the bifurcation value. In addition, the equations of mechanical equilibrium are identical for each mode of the spherical harmonics so the analysis can be restricted to the order 0 (no dependance on ϕ). Consequently, we focus on axisymmetric perturbation that can be written:

$$\chi^{(1)} = [u(r, \theta), v(r, \theta), 0] \quad (3.7)$$

Upon separation of variables into a function of r alone and a Legendre polynomial in $\cos(\theta)$, the linear stability analysis yields a fourth order linear differential equation in r . In the Neo-Hookean case, its coefficients are function of r and of the growth parameter γ . We do not present the details of the calculation but rather summarize the main results. In the absence of growth, note that internally pressurized shells ($P < 0$) made of neo-Hookean material are always stable whereas external pressure ($P > 0$) may destabilize the shell above a critical value. As a consequence, emphasis has been put on externally

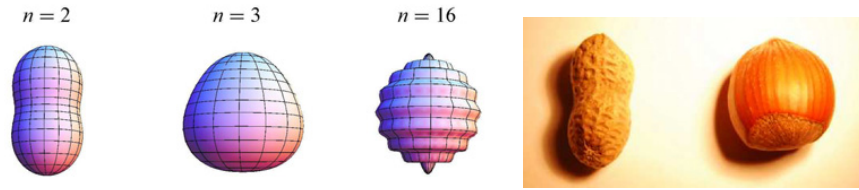


Figure 2. Left: some destabilized modes. Note that the amplitude and the sign of the perturbation is arbitrary and not given by the perturbation analysis. Right: peanut and hazelnut (photography by Elsa Bayart).

pressurized shells. When constant growth is taken into account, destabilized modes are not ordered, and the selection of the first destabilized mode depends on both the geometry and γ . Figure 2 illustrates the aspect of a few selected modes.

In particular, there is a competition between the increase in thickness induced by growth which stabilize the shell and the build-up of compressive residual stress that tends to destabilize it. For thick shells, the increase in thickness (radial growth: $\gamma > 1$) does not affect by a large extent the value of the critical strain needed for the instability to appear. Piling up of residual stresses is the leading effect and thick shells are more prone to become unstable. On the other hand thin shells are strengthened by an increase of the thickness which drastically increases the threshold of the instability, making them harder to destabilize.

The result that geometric effects prevail over the behavior of thin shells brings up the possibility of some simplifications of the equilibrium equations for thin objects. Indeed, the critical pressure for axisymmetric instability depends weakly on the specific strain-energy function used for the calculation in the limit of thin shells (see figure 3). This means that, in this limit, material nonlinearity is a mechanical effect of a lesser magnitude than geometrical effect for large deformations. This suggests that a theory of plates (for simplicity, although a similar theory of shells can be considered) can be formulated in which the material nonlinearity appears as a second-order effect if the deformations are “not too large”. Starting from three dimensional nonlinear elasticity, several models of thin plates can be derived, depending on the scaling of the strain field. Using the Föppl-von Kármán (FvK) scalings, we found that the specific constitutive relationship (generalized Hooke’s law), which is assumed in the usual derivation of the FvK model, is in fact valid for all materials and follows from the small thickness hypothesis, thus greatly extending the range of validity of the FvK model. The FvK model was derived independently by Föppl (1907) and von Kármán (1907) and is now a classical topic in Hookean elasticity (Landau 1990; Ciarlet 1980). The behavior of such a plate thus involves the geometry, the instantaneous elastic response of the plate (the elastic coefficient for infinitesimal strain) and, in our model, the growth process. Neglecting the material nonlinearity allows an in-depth analysis of the effect of growth.

In the next section, we outline the derivation of the model and, as an illustration, we present an example of a growing biological system: the thin cap of a green algae: *acetabularia acetabulum*.

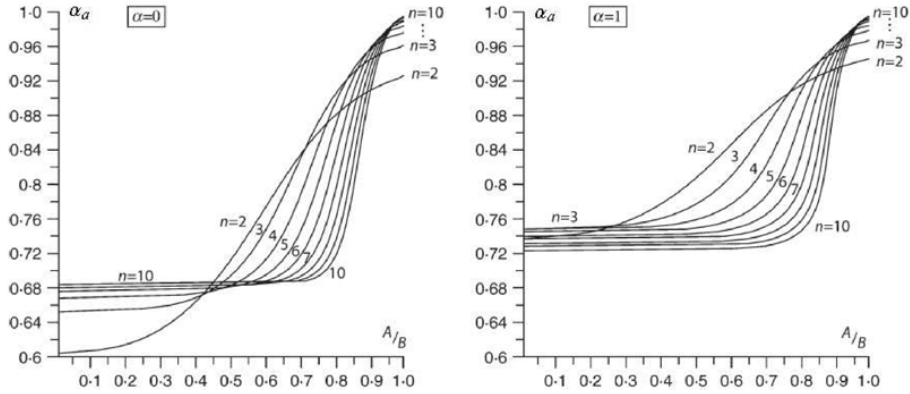


Figure 3. For each mode, the critical value of the stretch α_a at which the instability occurs is plotted for a Fung material. The strain-energy function for such a material is given by: $\mathcal{W} = \frac{1}{2\alpha} \left(\exp^{\alpha(x_1^2 + x_2^2 + x_3^2 - 3)} - 1 \right)$. In the limit $\alpha \rightarrow 0$, the material is Neo-Hookean. The parameter α is a measure of the strain-hardening effect. For thick shells ($A/B \ll 1$), a change in the thickness does not affect the critical strain by a large extent whereas thin shells are greatly stabilized by an increase in the thickness. In addition it can be seen on those curves that the critical strains for each mode weakly depend on the parameter α in the limit of thin shells, by contrast with thick shells.

4. PLATES

4.1. The model

We consider an initially rectangular plate of width (L_X, L_Y) , both of same order L and of thickness $H \ll L$. We use Cartesian coordinates in which the place of each material point is given by $\mathbf{X} = X\mathbf{e}_X + Y\mathbf{e}_Y + Z\mathbf{e}_Z$ with the convention that $(0,0,0)$ is the center of the middle surface of the sample. The deformation of the sample is described by a displacement field:

$$\mathbf{u} = U(X, Y, Z)\mathbf{e}_X + V(X, Y, Z)\mathbf{e}_Y + (W(X, Y, Z) + \zeta(X, Y))\mathbf{e}_Z, \quad (4.1)$$

$\zeta(X, Y)$ being the displacement of the middle surface compared to which W is small. We assume that the components of the displacement fields are small compared to the characteristic lateral size of the sample L but may be large compared to the thickness H . The boundary condition at the border of an elastic body states that the Cauchy stress \mathbf{T} is equal to the applied external pressure P . The in-plane stresses inside the plate being typically much larger than the applied pressure and the curvature of the surface being small, we consider that $\mathbf{T} \cdot \mathbf{e}_Z = 0$. In addition this relation is assumed to be valid throughout the sample. This assumption is referred to as the *membrane assumption* and is also applied in the description of stretched tissues for which the bending is neglected (membrane theories) (Haughton 2001). Assuming the cumulative growth rates are independent of Z , to the leading order in the sheet's thickness, we get for the in plane displacement:

$$U = -Z \left(\frac{\partial \zeta}{\partial X} - g_{13} - g_{31} \right) + U_0(X, Y), \quad (4.2)$$

$$V = -Z \left(\frac{\partial \zeta}{\partial Y} - g_{23} - g_{32} \right) + V_0(X, Y), \quad (4.3)$$

the third relation giving the internal pressure p . The FvK scalings require U_0 and V_0 , the in-plane displacements of the middle surface, to be of order ζ^2/L . For consistency, the components $g_{3\alpha}$ and $g_{\alpha 3}$ are of order ζ/L whereas the other components scale like ζ^2/L^2 . Moreover, the increase in thickness g_{33} is neglected in our model since, being independent of Z , it does not introduce any incompatible displacement. The incompressibility assumption allows to eliminate the function $W(X, Y, Z)$ by expressing it in terms of ζ , U_0 and V_0 , which are function of X and Y only. The problem is therefore reduced to the study of a two dimensional surface. On this surface, the stress field is related to the strain through the constitutive relationship:

$$\sigma_{\alpha\beta} = 4 \left(\frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \mathcal{I}_1} + \frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \mathcal{I}_2} \right) (E_{\alpha\beta} - E_{ZZ} \delta_{\alpha\beta}) = \frac{2E_{Young}}{3} (E_{\alpha\beta} - E_{SS} \delta_{\alpha\beta}), \quad (4.4)$$

where $\delta_{\alpha\beta}$ is the Kronecker delta symbol. This relationship is a generalized Hooke's law. Furthermore, the Green tensor can be written:

$$E_{\alpha\beta} = \frac{1}{2} \left(\frac{\partial U_\alpha}{\partial X_\beta} + \frac{\partial U_\beta}{\partial X_\alpha} + \frac{\partial \zeta}{\partial X_\alpha} \frac{\partial \zeta}{\partial X_\beta} - g_{\alpha\beta} - g_{\beta\alpha} - g_{3\alpha} g_{3\beta} \right). \quad (4.5)$$

Let us outline the meaning of those two expressions. The relation (4.4) is valid whatever the strain-energy function. Under the range of displacement considered, all materials behave in the same way (up to an elastic coefficient) (Erbay 1997). Therefore the determination of the particular strain-energy function describing a material, which is not a simple experimental procedure for biological samples, is not necessary. Furthermore, it follows from (4.5) that the multiplicative decomposition (2.1) reduces to an additive one for the Green tensor. Such an additive decomposition has been widely used in growth problem of thin samples (Audoly 1999; Audoly & Boudaoud 2003), albeit with no theoretical justification. In particular, this makes the concept of target metric (Sharon et al. 2002; Marder & Papanicolaou 2006; Marder et al. 2007; Klein et al. 2007; Efrati et al. 2008) compatible with the present model.

In a second step, the energy density is expanded in powers of Z . After integration in the Z direction, the first two terms of this expansion are kept, yielding a term in H , called the stretching contribution and a contribution in H^3 representing the bending part of the energy. The first term of this surface energy density is of order $E_{Young} H \zeta^4 / L^4$ while the bending contribution is of order $E_{Young} H^3 \zeta^2 / L^4$. The two contributions are of the same order when the out-of-plane displacement ζ is of order H . Equilibrium equations are obtained by equating to zero the variational derivative of the energy with respect to the three components of the displacement field and read:

$$D(\Delta^2 \zeta - \Delta C_M) - H \frac{\partial}{\partial X_\beta} \left(\sigma_{\alpha\beta} \frac{\partial \zeta}{\partial X_\alpha} \right) = P \quad (4.6)$$

$$\frac{\partial \sigma_{\alpha\beta}}{\partial X_\beta} = 0 \quad (4.7)$$

where $C_M = \frac{\partial}{\partial X}(g_{31} + g_{13}) + \frac{\partial}{\partial Y}(g_{32} + g_{23})$ is an induced mean curvature and P is the external pressure $D = \frac{E_{Young}H^3}{9}$. The first equation of the previous system is the balance of rotational momentum while the next two are the equilibrium of in-plane forces. This system of equations can also be reformulated using the Airy potential function χ which is the elastic analog of the current function in hydrodynamics. The Airy potential is defined by:

$$\sigma_{XX} = \frac{\partial^2 \chi}{\partial Y^2}, \quad \sigma_{XY} = -\frac{\partial^2 \chi}{\partial Y \partial X}, \quad \sigma_{YY} = \frac{\partial^2 \chi}{\partial X^2}. \quad (4.8)$$

This function fulfills the in-plane equilibrium equations and thus a specific equation for χ must be derived. This is achieved by using the constitutive relationship (4.4). In this case, the system of equations can be written:

$$D(\Delta^2 \zeta - \Delta C_M) - 2H[\chi, \zeta] = P \quad (4.9)$$

$$\Delta^2 \chi + E_{Young}([\zeta, \zeta] - C_G) = 0 \quad (4.10)$$

where the bracket $[.,.]$ is defined through:

$$[a, b] = \frac{1}{2} \frac{\partial^2 a}{\partial X^2} \frac{\partial^2 b}{\partial Y^2} + \frac{1}{2} \frac{\partial^2 a}{\partial Y^2} \frac{\partial^2 b}{\partial X^2} - \frac{\partial^2 a}{\partial X \partial Y} \frac{\partial^2 b}{\partial X \partial Y}, \quad (4.11)$$

and the function C_G is given by the following expression:

$$C_G = -\frac{\partial^2}{\partial Y^2}(g_{11} + g_{31}^2) - \frac{\partial^2}{\partial X^2}(g_{22} + g_{32}^2) + \frac{\partial^2}{\partial X \partial Y}(g_{12} + g_{21} + g_{31}g_{32}). \quad (4.12)$$

The function C_G corresponds to the Gaussian curvature of a surface whose metric is given by $dx^2 = G_{\alpha\beta}G_{\alpha\gamma}dX_\beta dX_\gamma$ (to leading order). Those equations are a generalization of the FvK system to which they reduce in the absence of growth ($C_G = C_M = 0$). Since C_G is a Gaussian curvature and C_M the Z component of the divergence of a tensor, they are independent of the choice of coordinates. In general, growth induces a mean and a Gaussian curvatures. When there exists a physical surface with such curvatures (compatible with the boundary conditions), it is a stress-free ($\chi = 0$) minimum of the elastic energy. However this is highly unlikely and most of the time residual stresses appear ($\chi \neq 0$). The physical surface is therefore ‘‘close’’ to the prescribed surface and buckling may occur to release the residual stress. Also of interest is the limiting case of large deformations ($\zeta \gg H$), for which it is possible to discard the bending contribution. In this case, the equilibrium surface is a surface of prescribed Gaussian curvature, that is, a Monge-Ampère problem ($[\zeta, \zeta] = C_G$) for which a vast literature exists. In the absence of growth ($C_G = 0$), the problem reduces to the study of surfaces of zero Gaussian curvature (developable surfaces) and has led to the elegant folds theory (Ben Amar & Pomeau 1997; Cerda & Mahadevan 1998; Guven & Müller 2008). Once a family of solution to the Monge-Ampère solution is found, the physical solution is selected through minimization of the bending energy.

4.2. Buckling instability

In order to investigate the effect of growth anisotropy, the circular geometry is especially well suited. Indeed, in polar coordinates (R, Θ) , an anisotropic diagonal growth tensor represents an incompatible growth process. For this purpose, consider a disk of initial

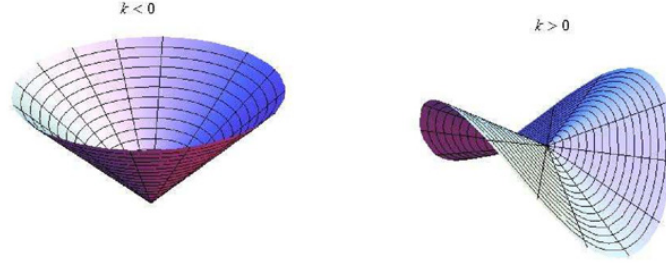


Figure 4. Plot of the solution of the Föppl-von Kármán equations in the limit of large deformations. It is interesting to note that far above the threshold, the selected modes are characterized by the same wavelength as the modes obtained at the threshold of instability.

radius R_i and a growth tensor of the form $\mathbf{G} = \text{diag}(1 + g_1, 1 + g_2, 1)$. Within the range of deformations we consider, the relevant growth parameter is $k = g_2 - g_1$. As previously mentioned, the growth in the direction transverse to the disk is irrelevant. If $k \neq 0$, residual stresses appear. Assuming stress-free boundary conditions, there exists a solution of the equilibrium equations in which the only non-zero component of the stress tensor σ is $\sigma_{\theta\theta} = -2kE_{\text{Young}}/3$. Thus the stress is uniform and the only non-zero component of the deformation field is $U_R(R) = (2R/3)(g_2/2 + g_1)$. When circumferential growth is prevailing, the residual stress is compressive, whereas a tensile stress arise when growth is mainly radial. Linear stability analysis yields the critical anisotropy ratio necessary for buckling to occur. Of course the value of this critical ratio differs depending on the sign of k . For circumferential growth (or equivalently radial resorption), the critical value is found to be $k_c = 3.08H^2/(6R^2)$, leading to a saddle shape. Alternatively, radial growth induces a conical shape above a threshold of $k_c = -7.82H^2/(6R^2)$. At large deformations, solutions can also be found using the procedure outlined in the previous paragraph. Neglecting the bending term, the general solution of the Monge-Ampère equation is a cone. Minimization of its bending energy leads to a cone of revolution for negative k and a cone with two oscillations for positive k . Those solutions are represented in the figure 4.

This simple model turns out to describe quite accurately the morphological changes undergone by the cap of the *acetabularia acetabulum* algae. Experiments on a population of this very simple unicellular organism show that radial growth dominates in the early stage of their development while circumferential growth prevails later (Serikawa & Mandoli 1998). Indeed, their caps evolve from a conical to a flat (a short transition of isotropic growth) to a saddle shape.

At much larger deformations, this plates theory is not valid anymore. However, minimization of the bending energy of conical surfaces leads in a first time to larger folds, and secondly to the apparition of a larger number of folds in order to prevent self contact, energetically costly (Müller et al. 2008). The resulting shapes are strongly reminiscent of the oscillatory shape of black mushrooms as seen in figure 5.

5. CONCLUSION

Even though simplistic from a biological standpoint, the elastic theory of growth allows the detailed investigation of the morphological changes induced by a given simple



Figure 5. Black mushroom (photography by Elsa Bayart). Note the presence of a secondary buckling instability at the edge of the mushroom. This instability is also observed at the margin of flowers and other plants (see Audoly & Boudaoud (2003) for example).

growth distribution. Indeed, in the footsteps of D’Arcy Thompson, our purpose is “to correlate with mathematical statement and physical law certain of the simpler outward phenomena of organic growth and structure or form”. Relevancy of the model proceeds from the fact that only simple growth laws are needed to induce non-trivial shapes. As a consequence, only simple organisms, like plants, algae, mushrooms and maybe jellyfish can be compared to our predictions. In the two examples treated in this paper, only the anisotropic property of the growth process is necessary for instabilities to occur and there is no need for complex spatial distributions of the cumulative growth rates. This is consistent with the large fluctuations characteristic of biological systems. However, this theory has several drawbacks. In all generality, the time dependence of the growth process can be included. Indeed, the adiabatic approximation allows us to treat the elastic response as instantaneous since mechanical time scales are much smaller than the characteristic time scale associated to growth. However the relation between the cumulative growth tensor (that is over a finite period of time) and the incremental growth tensor (describing an infinitesimal growth process) is still unclear. This is associated with the process of iteration of the multiplicative decomposition which is a complex mathematical operation. Cumulative growth requires to compute the stress tensor at each step and (virtually) destressing the sample before applying another growth increment (which is only defined on a stress-free state). Due to the complexity of three-dimensional elasticity however, resolution using this procedure is unpracticable. Fortunately, when the growth tensor is diagonal, the elastic and growth processes commute and the cumulative growth and elastic tensor are the product of their incremental counterparts.

References

- Ashe, H. L. and Briscoe, J., 2006. The interpretation of morphogen gradients. *Development*, 133(3), 385-394.
- Audoly, B., 1999. Stability of straight delamination blisters. *Phys. Rev. Lett.* 83, 4124-4127.

- Audoly, B., Boudaoud, A., 2003. Self-Similar Structures near Boundaries in Strained Systems. *Phys. Rev. Lett.* 91, 086105.
- Ambrosi, D., Mollica, F., 2002. On the mechanics of a growing tumor. *Int. J. Eng. Science* 40(12), 1297-1316.
- Ben Amar, M., Pomeau, Y., 1997. Crumpled paper. *Proc. Roy. Soc. A* 453, 729-755.
- Ben Amar, M., Goriely, A., 2005. Growth and instability in elastic tissues. *J. Mech. Phys. Solids* 53, 2284-2319.
- Cerda, E., Mahadevan, L., 1998. Conical Surfaces and Crescent Singularities in Crumpled Sheets. *Phys. Rev. Lett.* 80, 2358.
- Ciarlet, P.G., 1980. A justification of the von Kármán equations. *Arch. Rat. Mech. Analysis* 73, 349.
- Ciarletta, P., Micera, S., Accoto, D., Dario, P., 2006. A novel microstructural approach in tendon viscoelastic modeling at the fibrillar level. *J. Biomech* 39 2034-2042.
- Ciarletta, P., Dario, P., Micera, S., 2008. Pseudo-hyperelastic model of tendon hysteresis from adaptative recruitment of collagen type I fibrils. *Biomater* 29 764-770.
- Ciarletta, P., Ben Amar, M., 2009. A finite dissipative theory of temporary interfibrillar bridges in the extracellular matrix of ligaments and tendons. *J. R. Soc. Interface*.
- Coen, E., Rolland-Lagan, A.G., Matthews, M., Bangham, J. A., and Prusinkiewicz, P., 2004. The Genetics of Geometry. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 101, 4728-4735.
- Cowin, S.C., Hegedus, D.H., 1976. Bone remodeling I: A theory of adaptive elasticity. *J. Elasticity* 6, 313-325.
- Cowin, S.C., 1983. The mechanical and stress adaptive properties of bone. *Ann. biomech. Engng.* 11, 263-295.
- Cruywagen, G.C., Maini, P.K., Murray, J.D., 1992. Sequential pattern formation in a model for skin morphogenesis, *IMA J. Math. Appl. Med. Biol.*, 9, 227-248.
- Cruywagen, G.C., Maini, P.K., Murray, J.D. 1997. Biological pattern formation on two-dimensional domains: A nonlinear bifurcation analysis. *SIAM Journal of Applied Mathematics*, 57 (6), 1485-1509.
- Dervaux, J., Ben Amar, M., 2008. Morphogenesis of growing soft tissues. *Phys. Rev. Lett.* 101, 068101.
- Dervaux, J., Ciarletta, P., Ben Amar, M., 2009. Morphogenesis of thin hyperelastic plates: A constitutive theory of biological growth in the Föppl-von Kármán limit. *J. Mech. Phys. Solids*. 57, 458-471.
- Drozdov, A.D., Khanina, H., 1997. A model for the volumetric growth of soft tissue. *Math. and comp. modelling* 25, 11-29.
- Dumais, J., 2007. Can mechanics control pattern formation in plants? *Curr. Opin. plant. biol.* 10, 58-62.
- Efrati, E., Sharon, E., Kupferman, R., 2008. Elastic theory of unconstrained non-euclidian plates. preprint.
- Entov, V.M., 1983. Mechanical model of scoliosis. *IMech. Solids* 18, 199-206.
- Erbay, H.A., 1997. On the asymptotic membrane theory of thin hyperelastic plates. *Int. J. Engng Sci.* 35, 151-170.
- Föppl, A., 1907. *Vorlesungen über technische Mechanik*, Leipzig.
- Fung, Y.C., 1990. *Biomechanics: motion, flow, stress, and growth*. Springer, New York.
- Fung, Y.C., 1993. *Biomechanics: material properties of living tissues*. Springer, New York.

- Goriely, A., Ben Amar, M., 2005. Differential growth and instability in elastic shells. *Phys. Rev. Lett.* 94, 198103-198107.
- Goriely, A., Destade, M., Ben Amar, M., 2006. Instabilities in elastomers and in soft tissues. *Quart. Journ. mech. and appl. math.* 59, 615-630.
- Goriely, A., Ben Amar, M., 2007. On the definition and modeling of incremental, cumulative and continuous growth laws in morphoelasticity. *Biomech. Model in mechanobiology* 6, 289-296.
- Gould, S.J., 1971. D'Arcy Thompson and the Science of Form. *New Literary History*, 2(2), 229-258.
- Green, P.B., 1996. Transductions to Generate Plant Form and Pattern: An Essay on Cause and Effect. *Annals of Botany* 78, 269-28.
- Güven, J., Müller, M.M., 2008. How paper folds: bending with local constraints. *J. Phys. A: Math. Theor.* 41(5), 055203.
- Houghton, D.M., 2001. Elastic membranes In *Finite Elasticity: Theory and Applications* (ed. (R.W. Ogden, Y-B Fu) Ch. 7, pp. 233-Cambridge University Press.
- Hoger, A., 1999. An incremental theory of volumetric growth for soft biological tissues. 1999 ASME Mechanics and Materials Conference 11, University of Virginia, Blacksburg, Virginia, June 27-30.
- Holzappel, G.A., Gasser, C.T., Ogden, R.W., 2000. A new Constitutive framework for arterial wall mechanics and a comparative study of material models *J. Elasticity* 61, 1-48.
- Hsu, F.H., 1968. The influences of mechanical loads on the form of a growing elastic body. *J. Biomech.* 1, 303-311.
- Humphrey, J.D., Rajagopal, K.R., 2002. A constrained mixture model for growth and remodeling of soft tissues. *Math. Mod. Meth. Appl. Sci.* 12, 407430.
- Humphrey, J.D., 2003. Continuum biomechanics of soft biological tissues. *Proc. Roy. Soc. Lond. A* 459, 3-46.
- Klein, Y., Efrati, E., Sharon, E., 2007. Shaping of elastic sheets by prescription of Non-Euclidian metrics. *Science* 315, 1116-1120.
- Kondo, S., 2002. The reaction-diffusion system: a mechanism for autonomous pattern formation in the animal skin, *Genes to Cells* 7, 535-541.
- Landau, L., Lifchitz, E., 1990. *Théorie de l'élasticité*, Mir, Moscow.
- Lubarda, V.A., 2004. Constitutive Theories Based on the Multiplicative Decomposition of Deformation Gradient: Thermoelasticity, Elastoplasticity and Biomechanics. *Appl. Mech. Rev.* 57, 95-108.
- Marder, M., Papanicolaou, N., 2006. Geometry and elasticity of strips and Flowers. *Journ Stat. Phys.* 125, 5-6, 1069-1096.
- Marder, M., Deegan, R.D., Sharon, E., 2007. Crumpling, buckling and cracking: Elasticity of thin sheets. *Phys. Today* 60 33-38.
- Müller, M.M., Ben Amar, M., Guven, J., 2008. Conical defects in growing sheets. *Phys. Rev. Lett.* 101, 156104.
- Naghdi, P.M., 1990 A critical review of the state of finite plasticity. *Zeitschrift für angewandte Mathematik und Physik* 41(3), 315-394.
- Newell, A.C., Shipman, P.D., 2005. Plants and Fibonacci. *J. Stat. Phys.* 121, 937-968.
- Nichols, W.W., O'Rourke, M.F., 1998. *McDonald's Blood Flow in Arteries*, 4th edn. London: Arnold.

- Nüsslein-Volhard, C., Wieschaus, E., 1980. Mutations affecting segment number and polarity in *Drosophila*. *Nature* 287, 795-801.
- Ogden, R.W., 1997. *Non-linear elastic deformations*, Dover, New York.
- Rodriguez, A.K., Hoger, A., and McCulloch, A., 1994. Stress-dependent finite growth in soft elastic tissue. *J. Biomech.* 27, 455-467.
- Rogulja, D., Irvine, K.D. 2005 Regulation of cell proliferation by a morphogen gradient. *Cell*, 123, 449-461.
- Rolland-Lagan, A.G., Bangham, J.A., Coen, E., 2003. Growth dynamics underlying petal shape and asymmetry *Nature* 422, 161-163.
- Roy, C., 1880. The elastic properties of the arterial wall. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 99, 1-31.
- Serikawa, K.A., Mandoli, D.F., 1998 An analysis of morphogenesis of the reproductive whorl of *Acetabularia acetabulum*. *Planta* 207, 96104.
- Sharon, E., Roman, B., Marder, M., Shin, S.H., Swinney, H.L., 2002. Mechanics: Buckling cascades in free sheets. *Nature* 419, 519-580.
- Skalak, R., Tozeren, R.P. Zarda, and Chien, S., 1973. Strain energy function of red blood cell membranes. *Biophys. J.* 13, 245-264.
- Skalak, R., 1981. Growth as a finite displacement field. in Carlson, D. E. and Shield, R. T. (eds), *Proceedings of the IUTAM Symposium on Finite Elasticity.*, Martinus Nijhoff, The Hague.
- Skalak, R., Hoger, A., 1997. Kinematics of surface growth. *J. Math. Biol.* 35, 869-907.
- Stein, A.A., 1995. The deformation of a rod of growing biological material under longitudinal compression. *J. Appl. maths. Mech.* 59, 139-146.
- Struhl, G., Struhl, K., Macdonald, P. M., 1989. The gradient morphogen bicoid is a concentration-dependent transcriptional activator. *Cell* 57, 1259-1273.
- Taber, L., 1995. Biomechanics of growth, remodeling and morphogenesis. *Appl. Mech. Rev.* 48, 487-545.
- Thompson, D.W., 1992. *On growth and form: The complete revised edition* Dover, New York.
- Treloar, L.R.G., 1975. *The physics of rubber elasticity*, 3rd edn. Oxford University.
- von Kármán, T., 1907. *Enzyklopädie der mathematischen Wissenschaften*, Forschungsarbeiten Berlin.
- Wertheim, M.G., 1847. Mémoire sur l'élasticité et la cohésion des principaux tissus du corps humain. *Ann. Chim. Phys.* 21, 385-414.
- White, R.J., Nie, Q., Lander, A.D., Schilling, T.F., 2007. Complex Regulation of *cyp26a1* Creates a Robust Retinoic Acid Gradient in the Zebrafish Embryo. *PLoS Biol* 5(11): e304.
- Wolpert, L., 1996. One hundred years of positional information. *Trends Genet.* 12, 359-364.



Publication IV

Localized growth of layered tissues.

Julien Dervaux et Martine Ben Amar

IMA Journal of Applied Mathematics 2010, **75**(4) :571-580 (2009).

Localized growth of layered tissues

JULIEN DERVAUX* AND MARTINE BEN AMAR

*Laboratoire de Physique Statistique, Ecole Normale Supérieure,
24 rue Lhomond, 75005 Paris, France*

*Corresponding author: julien.dervaux@lps.ens.fr

[Received on 9 February 2010; accepted on 18 March 2010]

Due to their structural heterogeneity, stratified media usually lose their initial symmetry when they grow. Mismatching expansions between distinct layers create elastic stresses that lead to the emergence of wavy patterns. In the context of morphogenesis, this process of constrained growth has been used to explain patterns in biological soft-layered tissues such as the fingerprints of the skin. Discovery of morphogens has however revealed that growth is not always a homogeneous process and can be highly localized. Spatially concentrated growth processes are thought to be responsible for the formation of various structures, from placodes in the chicken embryo to nevus and skin tumours. On a different ground, the processing of complex textured surfaces requires to understand the connection between the local variation of mass and the resulting surface profile. In this paper, we investigate a model of a locally growing thin sheet bound to a soft infinite substrate. We show that, in two dimensions, bending effects select the shape of the growing sheet, therefore preventing the fabrication of an arbitrary surface. In three dimensions, the high energetic cost of stretching sets a stronger constraint on the attainable patterns and provides a simple relation between the profile of the surface and the local properties of the growth process.

Keywords: Growth; epithelial tissues; Föppl–von Kármán plate; non-linear elasticity; localization; singularity.

1. Introduction

Generation of shapes in biological tissues occurs during growth. The set of processes by which cells duplicate, expand, shrink and die is a source of local defects that stress and deform soft tissues. Despite the complexity of the phenomenon, a physical analysis may establish a quantitative link between the individual (local) program of cell proliferation with the macroscopic response of the material. Inhomogeneous or anisotropic growth, which occurs when the variation of mass depends on the direction or position in space, is known to induce residual stresses, producing in turn a deformation of the body under consideration (see [Coen *et al.*, 2004](#); [Goriely *et al.*, 2006](#); [Dervaux & Ben Amar, 2008](#)). In the case of homogeneous growth, any process that prevents the material to expand freely is potentially a source of deformation. Layered tissues provide an example of such constrained growth. Due to the structural heterogeneities, distinct layers of such tissues usually grow at different rates. When they are bound together, this mismatch acts as a constraint leading to the emergence of spatial structures. In nature, layered tissues are frequently encountered. In the animal kingdom, epithelial tissues are thin sheets of cells connected to other tissues (organs, endothelium, etc.) via a basement membrane. In the skin, e.g. the epidermis contains a layer of highly proliferative cells (essentially keratinocyte stem cells) that proliferate and migrate towards the exterior to regenerate the outermost layer of the skin which is permanently sloughed off. The epidermis and dermis are strongly bound together via the basement membrane. Basal cells (the cell of the epidermis sitting on the basal membrane) are attached to the

membrane via hemidesmosomes (which provide attachment using cadherins), while the fibres of the underlying dermis are connected to the basal membrane via type XVII collagen. Moreover, during mitosis, dividing basal keratynocytes retains their junctions with the basement membrane and with other cells, as shown by Baker & Garrod (1993). This allows to maintain the integrity of the skin and prevent the sliding of different layers. Poor adhesion with the basement membrane can result in delamination of the epidermis and blisters formation (diseases known as pemphigus and bullous pemphigoid). An important consequence of the persistence of the adhesion is that epidermis cannot expand freely and that stresses develop throughout the system. In order to describe stresses and strains in soft tissues, a powerful assumption consists in taking a step back from the cellular level and consider the system as an elastic continuum. At this level of description, and for deformations that are not too large (though not necessarily infinitesimal), the elastic response of the dermis is essentially that of a soft gel since the elasticity of fibres enters into play mainly for large deformations, when they have uncrimped. In the epithelium however, cells are cubic or columnar and tightly bound together via desmosomes, adherens junctions, gap junctions and tight junctions. In addition, cells from the outermost part of the epidermis are cornified and form what is called the *stratum corneum*. Consequently, an appropriate simple model for the skin consists in a growing stiff layer (although it is rather a growing layer and a stiff layer) on top of a soft substrate. Since the soft substrate lies on top of the hypoderm, which is itself a fatty loose connective tissue, we can consider the substrate to be infinite.

For this two-layer system, it has been shown experimentally that uniform growth of the upper layer creates stresses that induce buckling above some threshold in volume variation. Physical experiments on hyper-absorbent hydrogels revealed that those buckles evolve towards self-contacting cusps (see Sultan & Boudaoud, 2008; Trujillo *et al.*, 2008). In the context of developmental biology, this two-layer model has already been considered, especially as regards to the formation of fingerprints (see Küchen & Newell, 2004). Indeed, in the human embryo, the epidermis and dermis interpenetrating structure (see Fig. 1) is not yet formed. Rather, the outermost part of the embryo is made of two germ layers known as ectoderm (highly proliferative) and mesoderm. Those two layers are initially flat sheets that

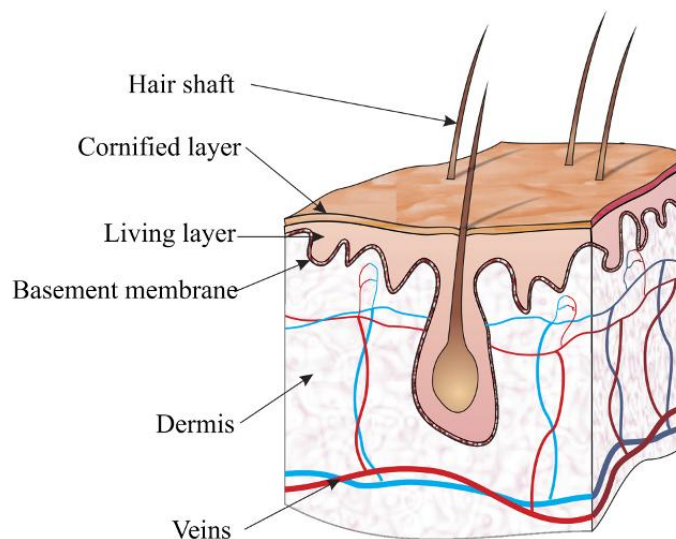


FIG. 1. Sketch of the structure of the skin. The epidermis comprises the living layer and the cornified layer. The epidermis is a vascular while the connective tissue is rich in veins and arteries. Nutriments needed for cellular proliferation in the epidermis are transported up to the basal stem cells by diffusion.

interpenetrate during their development to form a network of ridges (see [Byrne *et al.*, 2003](#), for a review). This biological periodic structure is similar to its carefully monitored physical counterpart.

However, from a biological standpoint, the assumption of homogeneous growth throughout the upper layer does not always hold. A classical example of localized growth occurs during the formation of appendages (that will become feathers) in the chicken embryo, an example that was studied by [Chodankar *et al.* \(2003\)](#). During the early stages of the development of the skin, cellular proliferation is evenly distributed throughout the growing layer until the distribution of the growth field become localized. This is called the placode stage. This local expansion leads to the formation of an excrescence. Later on, the localized growth zone is shifted along the appendage to produce a specific shape. Another example of localized growth is given by cancerous lesions. Tumours are aggregates of cells that grow faster than their surroundings and can be seen as an area of local cellular proliferation.

In our discussion, we have not mentioned the origin of the growth process and how it is spatially and temporally regulated. In the early development of embryogenesis, mechanics was thought to be solely responsible for the emergence of patterns, as presented in [Thompson \(1992\)](#), e.g. The discovery of morphogens, signalling molecules that convey a positional information (through their concentration distribution), has led to a deeper understanding of the mechanism of morphogenesis. Specific programs of differentiation and proliferation are followed by each cell depending on the concentration of morphogens (see [Wolpert, 1981](#)), as well as its gradient (see [Rogulja & Irvine, 2005](#)). When only differentiation is of interest, chemical models based on reaction/diffusion processes are relevant. Such models have been used to understand the colourful patterns on the skin of several animals (see [Kondo, 2002](#); [Cruywagen *et al.*, 1992](#)). When proliferation is under consideration, cells push each other and elasticity must be taken into account. To simplify matters, the usual approach consists in considering the growth process as a control parameter whose distribution is known (see [Goriely & Ben Amar, 2007](#)). Therefore, all the biological information is contained in this growth field and the regulation of stresses upon growth is neglected.

The goal of this article is to describe the elastic response of a two-layer system as described previously, subjected to a local growth process. This problem is relevant in the understanding of the formation of localized structures, such as appendages, but also for the fabrication of textured surfaces. In Section 2, we present the model for the growing plate and discuss the possible responses of the substrate. In Section 3, we focus on the 2D case and show that the profile of the deformed interface is dominated by bending elastic effects. An important consequence of this result is that it is not possible to design an arbitrary 2D surface using only an inhomogeneous growth field. In Section 4, we investigate the effects of the substrate non-linearity. Finally, the 3D case is discussed in Section 5.

2. The model

We consider a thin film of thickness H and elastic modulus E_f (see Fig. 2). The film is considered to be infinite in extent and its displacement is described by its neutral surface. It is assumed to be bound to a soft elastic substrate characterized by its stiffness coefficient E_s . We assume the elastic-elastic interaction between the substrate and the film to be linear based on the considerations previously mentioned. The condition that the film is much stiffer than the substrate reads $E_f \gg E_s$. The transverse displacement is denoted by $\zeta(x, y)$, while the tangential components of the displacement field are $u_x(x, y)$ and $u_y(x, y)$ in the x and y directions, respectively.

We assume that the system undergoes a localized growth process. The characteristic length scale λ (in the in-plane direction) associated with this process will be discussed later on. We assume the transverse displacement ζ to be large compared to the in-plane displacements, namely, we assume the film to

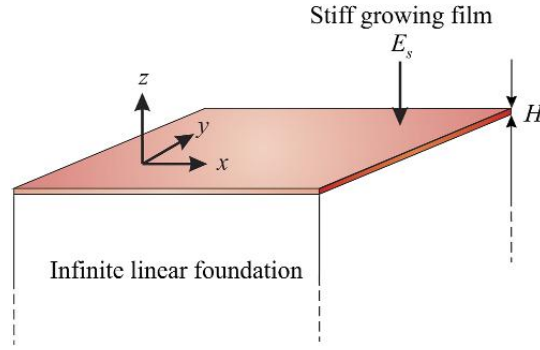


FIG. 2. Notations of the problem.

be a Föppl–von Kármán plate (see Landau & Lifshitz, 1986, for a discussion on the scalings associated with this model). Within this framework, the behaviour of the plate is captured by the following system:

$$D \Delta^2 \zeta - H \frac{\partial}{\partial x_\alpha} \left(\sigma_{\alpha\beta} \frac{\partial \zeta}{\partial x_\beta} \right) = p_z, \quad (2.1)$$

$$H \frac{\partial \sigma_{\alpha\beta}}{\partial x_\beta} = p_\alpha, \quad (2.2)$$

where $D = E_f H^3 / 9$ is the bending rigidity of the film and Δ is the Laplacian operator. Greek indices belong to the set $\{x, y\}$. p_z and p_α are, respectively, the transverse and shear forces per unit area exerted by the substrate on the film. $\sigma_{\alpha\beta}$ are the in-plane components of the stress tensor. Since we are interested in biological tissues which are mainly composed of water, we focus on incompressible materials. In the case of an arbitrary incompressible hyper-elastic material, the strain energy function can be written in the following form:

$$\mathcal{W}(\mathcal{I}_1, \mathcal{I}_2) = \sum_{p,q=0}^{\infty} c_{pq} (\mathcal{I}_1 - 3)^p (\mathcal{I}_2 - 3)^q, \quad (2.3)$$

where \mathcal{I}_1 and \mathcal{I}_2 are the principal invariants of the deformation tensor. In the limit of a thin sample and within the scalings $L \gg \zeta \gtrsim H$ and $u_x \sim u_y \sim \zeta H / L$, it can be shown (see Dervaux *et al.*, 2009) that all materials, up to a material constant, behave in the same way and according to the following constitutive relationship:

$$\sigma_{\alpha\beta} = \frac{2E_f}{3} (E_{\alpha\beta} + \delta_{\alpha\beta} E_{\gamma\gamma}), \quad (2.4)$$

where we have introduced the elastic modulus $E_f = 6(c_{10} + c_{01})$ and $E_{\alpha\beta}$ is defined by

$$E_{\alpha\beta} = \frac{1}{2} \left(\frac{\partial u_\alpha}{\partial x_\beta} + \frac{\partial u_\beta}{\partial x_\alpha} + \frac{\partial \zeta}{\partial x_\alpha} \frac{\partial \zeta}{\partial x_\beta} - g_{\alpha\beta} - g_{\beta\alpha} - g_{3\alpha} g_{3\beta} \right), \quad (2.5)$$

where $g_{\alpha\beta}$ are the cumulative growth rates. The expressions for p_z and p_α will vary depending on the nature of the foundation. However, since the transverse displacement is large compared to u_x and u_y (Föppl–von Kármán scaling range), we can neglect the shear p_α (see Audoly & Boudaoud, 2008).

In the case of spatially extended structures (homogeneous growth throughout the film), it has been found that a linear elastic half-space model for the foundation is indeed able to reproduce some of the features observed experimentally. The predicted wavelengths and thresholds are in qualitative agreement with measures done on swelling gels on soft substrate. A Winkler model in which the transverse force p_z applied to the film is proportional to the displacement ζ yields a better agreement with the experimental results when the system is far from the instability threshold. In addition, the simplicity of a Winkler foundation makes it more amenable to analytical calculations. For those reasons, we shall consider the substrate to be a Winkler foundation. In Section 3, we focus on a plate growing unidirectionally in the x direction.

3. Unidirectional growth of a plate on a Winkler foundation

For the sake of clarity, we drop the subscripts and write $u_x = u$ and $\sigma_{xx} = \sigma$. When the problem is restricted to plane strain, the two equations uncouple and reduce to the following system:

$$D \frac{d^4 \zeta}{dx^4} - H \sigma \frac{d^2 \zeta}{dx^2} = p_z, \quad (3.1)$$

$$\frac{d\sigma}{dx} = 0. \quad (3.2)$$

In addition, we focus on localized structures, meaning that all physical quantities must vanish at infinity. Consequently, $\sigma = 0$ and the system under consideration reduces to

$$D \frac{d^4 \zeta}{dx^4} = p_z, \quad (3.3)$$

$$\frac{du}{dx} - g(x) + \frac{1}{2} \left(\frac{d\zeta}{dx} \right)^2 = 0. \quad (3.4)$$

For the purpose of illustration, we shall assume that $g(x)$ is an even function of x , centred on 0. For our choice of substrate, the transverse force at the interface is related to the displacement field at $z = 0$ by the formula:

$$p_z = -k\zeta, \quad (3.5)$$

k being an elastic constant specific of the foundation. Using this formula, we can rewrite the system (3.3–3.4) as

$$\frac{d^4 \zeta}{dx^4} + \left(\frac{\sqrt{2}}{\ell} \right)^4 \zeta = 0, \quad (3.6)$$

$$\frac{du}{dx} = g(x) - \frac{1}{2} \left(\frac{d\zeta}{dx} \right)^2, \quad (3.7)$$

where we have introduced the characteristic length $\ell = \sqrt{2} (D/k)^{1/4}$. Given the symmetry of the growth process, we are looking for a solution in which ζ is an even function of x while u is odd. Since the growth

process is localized, so must be the deformation field and we require that u and ζ vanish at infinity. We find the following:

$$\zeta(x) = A e^{-|x|/\ell} \left(\cos \frac{x}{\ell} + \sin \frac{|x|}{\ell} \right), \quad (3.8)$$

$$u(x) = \int_0^x \left\{ g(y) - \frac{1}{2} \left(\frac{d\zeta}{dy} \right)^2 \right\} dy. \quad (3.9)$$

The function ζ is piecewise smooth. In addition, it is twice continuously differentiable everywhere, which means that the energy is a well-defined, continuous function of space. The third derivative has however a discontinuity in $x = 0$, and this implies the existence of a focussing in the stress distribution. Indeed, there is a vertical force F per unit length whose expression is given by $F = 8D\sqrt{2\delta}/\ell^{5/2}$ for $x = 0$ and zero elsewhere. This is, however, a true discontinuity only in the limit $H \rightarrow 0$. Due to the finite thickness of the growing layer, this force must be balanced locally. Consequently, there must exist a core (whose size depends on the microscopic thickness H and the macroscopic length scale of the growth process) in the previous solution where the system has a more complex structure. In particular, variations of physical quantities in the vertical direction may occur. The treatment of such effect would require a boundary layer analysis but this is outside the scope of this paper. This focussing of energy may lead to the formation of a spatial singularity at the centre of the structure as studied in Ben Amar & Pomeau (1997), Lobkovsky (1996), Cerda & Mahadevan (1998) and Witten (2007). The singularity involved in our problem is however much weaker since the discontinuity arises at the third derivative.

The condition that $\lim_{x \rightarrow \infty} u(x) = 0$ sets the unknown coefficient A . Alternatively, this can be understood by the condition that u does not contribute to the change in length of the plate. We find that

$$\frac{A^2}{2\ell} = \int_0^\infty g(x) dx = \frac{\delta}{2}, \quad (3.10)$$

where δ is the variation of length of the plate (therefore $\delta > 0$) and has the dimension of a length. We therefore have a general solution for the 2D problem, valid for any growth process vanishing at infinity. This solution is interesting because it shows that, in the absence of shear between the plate and the substrate, localized solutions are determined essentially by the value of the persistence length ℓ as well as the overall volume variation. The local amplitude of the growth process is only a second-order effect.

One can wonder whether this singularity in the stress distribution is real or just a by-product of some defects of the model. In particular, the symmetry requirement on ζ might seem arbitrary given the uncoupling between the growth field and the transverse displacement. Indeed, it is possible to construct other solutions that have different or even no parity. The condition $\lim_{x \rightarrow \pm\infty} \zeta(x) = 0$ implies that the solution ζ must be a piecewise function. Since the solution is defined up to a multiplicative constant, the general solution of (3.6) has three unknown constants. However, the requirement that ζ is of class \mathcal{C}^2 yields three continuity equations at $x = 0$ whose solution is the even function (3.8). Other solutions, odd or without parity, are of class \mathcal{C}^0 or \mathcal{C}^1 . In addition, functions that are defined on more than two subdomains will possess a singularity at each junction between distinct subdomains. Consequently, the solution (3.8) can be understood as the least singular solution of (3.6–3.7).

Let us consider briefly the inverse problem of generating a given surface. Equation (3.7) indicates that cancellation of the stretching energy ($\sigma = 0$) can always be satisfied by solving the equation for u . Minimization of the bending energy of the beam and the elastic energy of the substrate, which

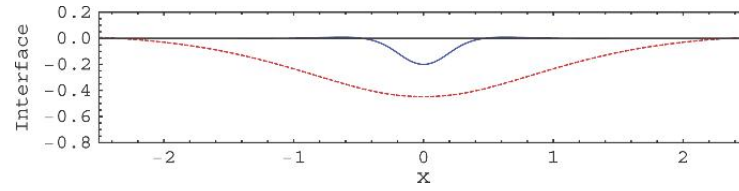


FIG. 3. Profile of the interface for $\ell = 1$ (red dashed curve) and $\ell = 2/10$ (blue solid curve). The shape of the interface is given by the parametric curve $(X, Y) = (x + u(x), \zeta(x))$, with $x \in]-\infty, \infty[$. In both cases, the value of δ is 0.1. Here, we have chosen a growth field of the form $g(x) = \frac{\delta}{\lambda\sqrt{\pi}} \exp\left(-\frac{x^2}{\lambda^2}\right)$ with $\lambda = 2/10$.

depends only on the length of the plate (and not on the detailed growth field), selects the function ζ . Consequently, the previous result shows that localized growth cannot be used to produce an arbitrary surface with translational invariance.

The localized structure described by our solution has a width of order ℓ and height of order $\sqrt{\delta\ell}$. Correspondingly, the aspect ratio height/width of the structure is of order $\sqrt{\delta/\ell}$, meaning that for fixed δ and decreasing ℓ , the structure gets smaller and is stretched in the out-of-plane direction (see Fig. 3).

The solution (3.8–3.9) is valid only for growth fields that are characterized by a length scale λ of order ℓ or smaller. Indeed, if $\lambda \gg \ell$, then, with our solution, there exists a region of the film where $u \gg \zeta$ which is in contradiction with the Föppl–von Kármán scalings. In this case, the solution to the problem is a periodic structure of typical length ℓ (see Cerda & Mahadevan, 2003).

4. Effect of substrate non-linearities

We now include a non-linear term in the response of the substrate and consider the following relationship:

$$p_z = -k\zeta + k_2\zeta^3. \quad (4.1)$$

In the linear approximation, the solution to this problem reduces to the previous solution. Introducing, the parameter $\epsilon \ll 1$, the solution can be sought into powers of ϵ . To fourth order in ϵ , we write

$$\zeta(x) = \epsilon\zeta^{(0)} + \epsilon^3\zeta^{(1)}, \quad u(x) = \epsilon^2u^{(0)} + \epsilon^4u^{(1)}, \quad (4.2)$$

where $\zeta^{(0)}$ is the solution to the linear problem that was derived previously. For consistency, the amplitude of the growth field must be of order ϵ^2 and henceforth we write $\delta = \epsilon^2\tilde{\delta}$. The Euler–Lagrange equations then read as

$$\frac{d^4\zeta^{(1)}}{dx^4} + \left(\frac{\sqrt{2}}{\ell}\right)^4 \zeta^{(1)} = \left(\frac{\sqrt{2}}{\ell_2}\right)^4 (\zeta^{(0)})^3, \quad (4.3)$$

$$\frac{du^{(1)}}{dx} = -\frac{d\zeta^{(0)}}{dx} \frac{d\zeta^{(1)}}{dx}, \quad (4.4)$$

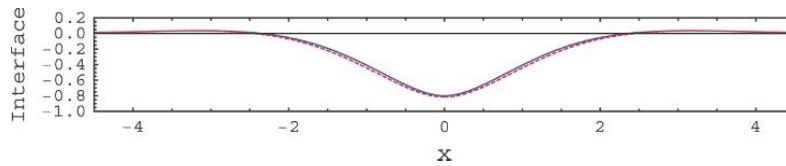


FIG. 4. Profile of the interface for $\ell = 1$, $\ell_2 = 1$ and $\tilde{\delta} = 2$. The value of ϵ is $4/10$. The linear solution is the blue solid line and the red dashed curve takes the non-linear effect into account.

where $\ell_2 = \sqrt{2} (D/k_2)^{1/4}$ and the following solution for ζ is found:

$$\begin{aligned} \zeta^{(1)}(x) = \frac{(\ell \tilde{\delta})^{3/2}}{400\sqrt{2}} \left(\frac{\ell}{\ell_2} \right)^4 & \left\{ 10e^{-\frac{3|x|}{\ell}} \left(12 \cos \frac{x}{\ell} - 6 \sin \frac{|x|}{\ell} + \cos \frac{3x}{\ell} - \sin \frac{3|x|}{\ell} \right) \right. \\ & \left. - e^{-\frac{|x|}{\ell}} \left(81 \cos \frac{x}{\ell} - 399 \sin \frac{|x|}{\ell} \right) \right\}, \\ u^{(1)}(x) = - \int_0^x \frac{d\zeta^{(0)}}{dy} \frac{d\zeta^{(1)}}{dy} dy. \end{aligned} \quad (4.5)$$

As expected, the cubic non-linearity introduces corrections with the characteristic length ℓ . The effect of the non-linearities are seen mostly at the tip of the excrescence. In Fig. 4, the reader can see that the non-linear term actually enhances the amplitude of the deformation near the tip of the structure. Note that the perturbation induced by the substrate non-linearity does not affect the differentiability class of the solution since the perturbation is of class \mathcal{C}^6 .

5. Discussion and conclusion

We have seen in Section 4 that, for unidirectional growth, it is possible to cancel the largest contribution to the energy, i.e. the stretching term, and in the same time to minimize the sum of the bending energy of the growing sheet and the energy of the substrate. The consequence of this uncoupling between the different contributions to the energy is the following: the shape of the growing sheet is determined essentially by the elastic properties of the substrate and the film and is independent of the local expression of the growth field. The overall mass change, however, selects the amplitude of the deformation. An interesting feature of this solution is that it is of class \mathcal{C}^2 rather than \mathcal{C}^3 , even in the case of a non-linear response of the substrate. This mathematically leads to a focussing in the stress distribution that must be regularized by a finite-thickness effect.

In three dimensions, however, the requirement that the stretching energy must vanish (a valid assumption for large enough deformations) implies three relationships: $\sigma_{xx} = \sigma_{xy} = \sigma_{yy} = 0$. Those three equations may determine entirely the three unknown functions u_x , u_y , ζ , or alternatively, if the profile of the surface is prescribed, u_x , u_y and g (for isotropic inhomogeneous growth). In this case, note that the remaining contributions (the bending energy of the sheet, the energy of the substrate and possibly surface integrals corresponding to boundary conditions if the system is of finite size) to the energy functional are not minimized. This means that in three dimensions, the growth process sets a stronger constraint on the attainable structures. In order to verify $\sigma_{\alpha\beta} = 0$, a necessary condition is for the Gaussian curvature of the surface to be equal to the ‘imposed’ Gaussian curvature. This line of thought was first explored by Klein *et al.* (2007) in a series of experiments using swelling hydrogels and then theoretically investigated by Efrati *et al.* (2009) and Dervaux *et al.* (2009). This interesting property can

be exploited either to determine the surface corresponding to a given growth field or conversely, to find the growth field necessary to produce a prescribed surface. In the case of an inhomogeneous isotropic growth process, this condition reads as follows:

$$\frac{\partial^2 \zeta}{\partial x^2} \frac{\partial^2 \zeta}{\partial y^2} - \left(\frac{\partial^2 \zeta}{\partial x \partial y} \right)^2 + \Delta g = 0, \quad (5.1)$$

where Δ is the Laplacian operator. As a partial differential equation for $g(x, y)$, (5.1) is a Poisson equation, while as a function of ζ , it is called a Monge–Ampère equation. Both types are well-studied equations and many analytical solutions are available. In the limit of large deformations, this provides the connection between the growth field and the transverse displacement. In this limit, the effect of both the substrate and the bending energy is negligible. Their influence can be investigated by considering a perturbation of the large deformations solution. This is however outside the scope of this paper.

In practical situations, the realization of a non-homogeneous growth field is not a trivial matter. In particular, when growth is the result of a mismatch between the thermal dilatation coefficients of the layer and the substrate, then precise control of the local value of this coefficient might not be feasible. On the other hand, adjusting the local elastic properties of the substrate (so that k becomes a function of space) might be more accessible. Several polymers can be degraded or their polymerization can be enhanced locally. Note that, even in the case of a substrate with space-dependent elastic properties, it is not possible to realize an arbitrary surface with translational invariance, although other types of structure can be attained (see Coman, 2006).

When the stiffness of the substrate is not much smaller than that of the film, the typical length scale associated with the instability decreases until it becomes comparable to the thickness of the film. In this limit, the Föppl–von Kármán approximation fails and the problem becomes truly 3D. For layered tissues, it involves a level of complexity that prevents analytical calculations and we lose the advantages of our model to derive analytical solutions and extract relevant physical properties of localized growth.

REFERENCES

- AUDOLY, B. & BOUDAUD, A. (2008) Buckling of a stiff film bound to a compliant substrate-Part I: formulation, linear stability of cylindrical patterns, secondary bifurcations. *J. Mech. Phys. Solids*, **56**, 2401–2421.
- BAKER, J. & GARROD, D. (1993) Epithelial cells retain junctions during mitosis. *J. Cell Sci.*, **104**, 415–425.
- BEN AMAR, M. & POMEAU, Y. (1997) Crumpled paper. *Proc. R. Soc. A*, **453**, 729–755.
- BYRNE, C., HARDMAN, M. & NIELD, K. (2003) Covering the limb—formation of the integument. *J. Anat.*, **202**, 113–124.
- CERDA, E. & MAHADEVAN, L. (1998) Conical surfaces and crescent singularities in crumpled sheets. *Phys. Rev. Lett.*, **80**, 2358–2361.
- CERDA, E. & MAHADEVAN, L. (2003) Geometry and physics of wrinkling. *Phys. Rev. Lett.*, **90**, 074302–074305.
- CHODANKAR, R., CHANG, C. H., YUE, Z., JIANG, T. X., SUKSAWEANG, S., BURRUS, L. W., CHUONG, C. M. & WIDELITZ, R. B. (2003) Shift of localized growth zones contributes to skin appendage morphogenesis: role of the Wnt/ β -catenin pathway. *J. Invest. Dermatol.*, **120**, 20–26.
- COEN, E., ROLLAND-LAGAN, A. G., MATTHEWS, M., BANGHAM, A. & PRUSINKIEWICZ, P. (2004) The genetics of geometry. *Proc. Natl. Acad. Sci. U S A*, **101**, 4728–4735.
- COMAN, C. D. (2006) Inhomogeneities and localised buckling patterns. *IMA J. Appl. Math.*, **71**, 133–152.
- CRUYWAGEN, G. C., MAINI, P. K. & MURRAY, J. D. (1992) Sequential pattern formation in a model for skin morphogenesis. *IMA J. Math. Appl. Med. Biol.*, **9**, 227–248.
- DERVAUX, J. & BEN AMAR, M. (2008) Morphogenesis of growing soft tissues. *Phys. Rev. Lett.*, **101**, 068101–068104.

- DERVAUX, J., CIARLETTA, P. & BEN AMAR, M. (2009) Morphogenesis of thin hyperelastic plates: a constitutive theory of biological growth in the Föppl-von Kármán limit. *J. Mech. Phys. Solids*, **57**, 458–471.
- EFRATI, E., SHARON, E. & KUPFERMAN, R. (2009) Elastic theory of unconstrained non-Euclidean plates. *J. Mech. Phys. Solids*, **57**, 762–775.
- GORIELY, A. & BEN AMAR, M. (2007) On the definition and modeling of incremental, cumulative, and continuous growth laws in morphoelasticity. *Biomech. Model. Mechanobiol.*, **6**, 289–296.
- GORIELY, A., DESTRADE, M. & BEN AMAR, M. (2006) Instabilities in elastomers and in soft tissues. *Q. J. Mech. Appl. Math.*, **59**, 615–630.
- KLEIN, Y., EFRATI, E. & SHARON, E. (2007) Shaping of elastic sheets by prescription of non-Euclidean metrics. *Science*, **315**, 1116–1120.
- KONDO, S. (2002) The reaction-diffusion system: a mechanism for autonomous pattern formation in the animal skin. *Genes Cells*, **7**, 535–541.
- KÜCHEN, M. & NEWELL, A. C. (2004) A model for fingerprint formation. *Europhys. Lett.*, **68**, 141–146.
- LANDAU, L. D. & LIFSHITZ, E. M. (1986) *Theory of Elasticity*. Oxford: Pergamon Press.
- LOBKOVSKY, A. E. (1996) Boundary layer analysis of the ridge singularity in a thin plate. *Phys. Rev. E*, **53**, 3750–3759.
- ROGULJA, D. & IRVINE, K. D. (2005) Regulation of cell proliferation by a morphogen gradient. *Cell*, **123**, 449–461.
- SULTAN, E. & BOUDAUD, A. (2008) The buckling of a swollen thin gel layer bound to a compliant substrate. *J. Appl. Mech.*, **75**, 051002-1–051002-5.
- THOMPSON, D. W. (1992) *On Growth and Form: The Complete Revised Edition*. New York: Dover.
- TRUJILLO, V., KIM, J. & HAYWARD, R. C. (2008) Creasing instability of surface-attached hydrogels. *Soft Matter*, **4**, 564–569.
- WITTEN, T. A. (2007) Stress focusing in elastic sheets. *Rev. Mod. Phys.*, **79**, 643–675.
- WOLPERT, L. (1981) Positional information and pattern formation. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, **295**, 441–450.



Preprint I - soumis

Buckling condensation in constrained growth.

Julien Dervaux et Martine Ben Amar

soumis au Journal of the Mechanics and Physics of Solids.

Buckling condensation in constrained growth

Julien Dervaux^{a,*}, Martine Ben Amar^a

*^aLaboratoire de Physique Statistique, Ecole Normale Supérieure,
UPMC Université Paris 06, Université Paris Diderot, CNRS,
24 rue Lhomond, 75005 Paris, France*

Abstract

The multiple complexities inherent to living objects have motivated the search for abiotic substitutes, able to mimic some of their relevant physical properties. Hydrogels provide a highly monitorable counterpart and, as such, have found many applications in medicine and bioengineering. Recently, it has been recognized that their ability to swell could be used to unravel some of the universal physical processes at work during biological growth. However, it is yet unknown how the microscopic distinctions between swelling and biological growth affect macroscopic changes (shape, stresses) induced by volume variations. In order to clarify the use of hydrogels as substitutes for studying mass reorganization in soft biological tissues, we focus on a clinically-motivated example of growth. Some solid tumors such as melanoma or glioblastoma undergo a shape transition during their evolution. This bifurcation appears when growth is confined at the periphery of the tumor and is concomitant with the transition from the avascular to the vascular stage in the evolution of the tumor. To model this phenomenon, we consider in this paper the deformation of an elastic ring enclosing a core of different stiffness. We show, by means of a linear stability analysis, that when the volume of the outer ring increases, the system bifurcates from the radial configuration and develops a periodic instability. We consider two possible approaches for the description of the volume variation process: either by imposing a homogeneous volumetric strain (biological growth) or through migration of solvent molecules inside a solid network (swelling). For thin rings, both theories are in qualitative agreement, although there are quantitative differences in thresholds and wavelengths characterizing the instability patterns. When the interior is soft, we predict the emergence of large wavelength buckling. Upon increasing the stiffness of the inner disc, the wavelength of the instability decreases until a condensation of the buckles occurs at the free boundary. This short wavelength pattern is independent of the stiffness of the disc and only limited by the presence of surface tension. For thicker rings, two scenarios emerge, depending on the underlying volume variation mechanism. When a volumetric strain is prescribed, compressive stresses accumulate in the vicinity of the core and the deformation localizes itself at the boundary between the disc and the ring, forming creases inside the structure. On the other hand, swelling being an instance of stress-modulated growth, elastic stretches near the core saturate and creases form at the free boundary. Besides its implications for the mechanical stability of thin avascular solid tumors, this work provides important results concerning the

growth of layered tissues and precise the role of hydrogels as substitutes for growing soft biological tissues.

Keywords: biological growth, swelling hydrogel, nonlinear elasticity, crease, buckling

*Corresponding author

Email addresses: `julien.dervaux@lps.ens.fr` (Julien Dervaux), `benamar@lps.ens.fr` (Martine Ben Amar)

1. Introduction

Growth is a complex out-of-equilibrium process responsible for the generation of shapes and stresses in biological tissues. It can refer to mass increase, via cellular enlargement (hypertrophy) or division (hyperplasia), but it also designates the process of mass reduction via cell shrinkage or apoptosis. The evolution of a cell is regulated by internal factors such as genetics (Rolland-Lagan et al., 2003) but also by external factors such as morphogens concentration (Ashe & Briscoe, 2006; Rogulja & Irvine, 2005; Struhl et al., 1989; Wolpert, 1996) nutrients availability or environmental conditions (insolation, mechanical forces (Dumais, 2007), etc). All those regulators combine to produce a program of proliferation and differentiation specific to each cell. In general, adjacent cells cannot realize an arbitrary growth program without inducing stresses because of cell-cell interactions, such as adhesion or excluded volume effect. This *residual stress field* translates, at a larger scale, in a cellular rearrangement leading to the observation of non-trivial macroscopic shape. Biological tissues being best described within the framework of continuum mechanics (Fung, 1990, 1993; Skalak et al., 1973), this growth program is captured locally by a second-order tensor field (Coen et al., 2004). This field describes the change in volume, anisotropy, shear and rotation of an infinitesimal volume element between a reference time $t = 0$ and a later time t . When the system cannot follow this intrinsic growth program without losing its integrity (that is without overlapping or forming holes), the growth field is said to be incompatible and gives birth to residual stresses (Skalak et al., 1996). It has been shown experimentally and theoretically that three key features of the growth process are sources of incompatibility: *(i)* inhomogeneities (space-dependent growth (Taber et al., 1993)), *(ii)* anisotropy or direction-dependent growth, ((Ben Amar & Goriely, 2005; Dervaux & Ben Amar, 2008; Rolland-Lagan et al., 2003; Serikawa & Mandoli, 1998)) and *(iii)* constrained growth, that is incompatibility of the growth process with boundary conditions, (Goriely & Ben Amar, 2005; Richman et al., 1975).

This last effect occurs in particular in layered tissues where the structural heterogeneity results in different growth rates between distinct layers. The skin offers a striking example of this phenomenon (Cruywagen et al., 1992; Dervaux & Ben Amar, 2010; Kücken & Newell, 2004). In most vertebrates, the surface epithelium of the embryo is initially under the form of two flat sheets, ectoderm and periderm. Those layers interpenetrate during the formation of the integument to produce various structures from unidirectional buckles to more complex honeycomb patterns. The fast growing ectoderm being tightly bound to the periderm, a compressive residual stress develops within the growing layer. This slender layer becomes unstable above some threshold in stress and starts to buckle. In a different geometry, the formation of the intestine (Sbarbatie, 1982) or of the brain convolutions (Richman et al., 1975) may follow a similar mechanism of instability. Along with biological observations, the patterning of growing layers bounded to substrates has been reported in a variety of carefully monitored non-living systems such as the thermal expansion of layered tissues (Huck, 2000), the stiffening of the upper layer of stretched PDMS sheets (Efimenko et al., 2005) or the swelling of thin layers of

gel bound to substrates of tunable rigidity. Depending on the system under consideration, experimentalists reported the emergence of several patterns, like smooth buckles, self-similar buckles or singular cusp-like folds, the formation of which is still poorly understood.

The case of hydrogels is of particular interest because they are often used to mimic the mechanical behavior of soft tissues with the advantage of being accurately monitorable. Hydrogels are reticulated networks of polymer chains containing a high fraction of solvent molecules. The presence of charged monomers within this elastic matrix may trigger a phase transition when the sample is brought in contact with a solvent, resulting in a drastic increase in volume, a phenomenon termed swelling. There is an increasing interest in hydrogels because of their applications in biomedical engineering (Lee & Mooney, 2001), medicine (drug delivery (Qiu & Park, 2001), wound healing (Kirker, 2002)) and various industrial processes (contact lenses, diapers, etc). However it is yet unknown how closely swelling hydrogels can mimick growing biological bodies. How the microstructural differences between a network of polymers and a soft tissue affect the mechanical stability? Does the microscopic mechanisms underlying the volume variation affect the process of morphogenesis? The goal of this article is to clarify those aspects and precise the use of hydrogels as substitutes for growing soft tissues. For this purpose, specific models describing the variation of mass in each of those systems must be chosen.

Due to the numerous scales involved during biological growth, determination of the growth field from first principles is a task that require numerical methods. In order to achieve further analytical progress, a phenomenological approach might shed some light on the process of morphogenesis. A crude, though fruitful, approximation is to introduce a virtual incompatible state induced by the aforementioned growth field. In this line of thought, a biomechanical model of growth has been proposed by Rodriguez *et al* that describes the final shape of a growing body as resulting from the elastic accommodation of a prescribed volumetric strain (Cowin & Hegedus, 1976; Cowin, 1983; Goriely & Ben Amar, 2007; Hsu, 1968; Rodriguez et al., 1994). Taking its roots from plasticity theory, this model turns out to describe a wide range of volume variation processes, for both inanimate matter and biological systems. The first level of approximation consists in taking the tensorial growth field that describes the local cumulative growth rates as a control parameter. Refinements can be made by providing evolution equations for the growth rates. Such equations can be obtained by closely tying the definition of the macroscopic growth tensor with the evolution of the microstructure (Göktepe et al., 2010), extensive comparisons with experimental results (Taber, 1998) or coupling with mass transport phenomena using mixture theory (Byrne & Preziosi, 2003). Although of great interest, those effects are outside the scope of this paper and we shall restrict ourselves to the case where the growth rates are taken as control parameters.

The description of swelling, however, requires a change of tack because the phenomena of swelling and growth have distinct microscopic origins. In particular, a swollen hydrogel is a system at mechanical and thermodynamical equilibrium, a situation that contrasts markedly with that of a biological body. In

addition, the swelling of a gel from a dry state does not involve any production of its elastic constituents, but rather a migration of solvent molecules inside a highly deformable elastic network, again in opposition with biological growth. In order to describe the swelling process, a poroelastic model has recently been proposed for the swelling of gels (Hong et al., 2008, 2009) immersed in a solvent reservoir. The model introduces two phases, the solvent molecules and a highly compressible polymer network, in thermodynamic equilibrium with a reservoir of solvent particles. At equilibrium the chemical potential inside the gel equates that of the solvent.

For the purpose of illustrating the fixed volume and fixed potential theories, we shall focus on an example of constrained growth observed during the evolution of solid tumors such as melanoma or glioblastoma. During their early development, those cellular aggregates present a radial symmetry (spherical in the case of glioblastoma) and grow mainly thanks to the diffusion of nutriment within the extracellular matrix, a stage which is called avascular growth. With increasing size, the pressure inside the tumor builds up, impairing the diffusion process. The depletion of nutriment and oxygen at the center of the tumor triggers the "layering" of the tumor with the formation of a core of necrotic cells at the center, surrounded by rings of distinct cellular activity. From the necrotic core to the outer boundary, a layer of hypoxic quiescent cells is first encountered, surrounded by a ring of quiescent cells, with enough oxygen to maintain a fixed population of cells but low enough to prevent a net mass increase; and finally the outer rim of the structure comprises highly proliferative cells. Growth is therefore confined to an outer ring (or shell, depending on the geometry) enclosing a core that acts as a constraint preventing the ring to expand freely. In such a confined environment, further growth results in a loss of symmetry of the tumor. This is usually explained by the biological principle that the system wants to maximize its contact area with the external medium to enhance the diffusion of nutriment. However, since the pioneering work of D'Arcy Thompson (1992), it is now recognized that mechanics plays an important role during the development biological systems (Green, 1996), and, in light of the previous examples of constrained growth, one can wonder if mechanical effects could explain the emergence of a periodic instability via a similar simple mechanism: compressive stress builds up inside the ring, eventually leading to a shape bifurcation from the radial configuration to partly release the accumulated stresses. It should be noted that, concomitant with the formation of a necrotic core, many *in vivo* tumors release vascular growth factors that promotes the growth of new blood vessels towards the tumor. The process of angiogenesis allows the tumor to organize its own supply of oxygen and nutriment, as well as to evacuate dead cells. The tumor is then said to enter a phase of vascular evolution, a process in which biochemical factors are of uttermost importance. There is no evidence, however, of a relation between the biochemistry associated with the onset of angiogenesis and the shape transition, although both phenomena may be related to the presence of a necrotic core. Understanding the evolution of the tumor's shape is therefore crucial as it is the signature of the transition from the avascular, rather benign evolution, to the vascular, more aggressive behavior. Indeed, this loss of symmetry is a critical element when assessing

the possible malignancy of skin lesions. The so-called ABCDE system, which stands for *Asymmetry*, *Border irregularity*, *Color variations*, *Diameter* and *Evolution* (or sometimes *Elevation*) is a commonly used visual diagnosis for skin melanoma. Interestingly, it should be noted that asymmetry and border irregularity are clear indicators of malignancy because they have a high specificity (respectively 72% and 71%), meaning that, when present, there is a high probability that the lesion is truly malignant, although some malignant lesions do not exhibit both particularities (those criteria have a low sensitivity, respectively 57% and 57%). On the other hand, the D(iameter) criterium, which is fulfilled for melanoma larger than 6 millimeters is an indicator of *potential malignancy* because melanoma with smaller diameters only represent 5% of cancerous lesions (it has a low - 63% - specificity and a high - 90% - sensitivity). This high sensitivity suggests that there might be a threshold in volume variation to trigger the transition towards malignancy. In the language of nonlinear physics, we note also that the instability can either present itself as a large wavelength (of the same order than the diameter of the system) modulation of the tumor's boundary, in which case it is termed asymmetry, or, on the other hand, the boundary of the system can exhibit a small wavelength oscillation (border irregularity).

Motivated by the shape transition observed during the evolution of solid tumors, we study in this paper the growth of a ring enclosing an elastic disc, as illustrated in Fig. 1.



Figure 1: On the left, a ring (dark blue) of charged polyacrylamide gel enclose a hard disc of a neutral polyacrylamide gel (transparent). The initial diameter of the system is roughly 50 mm and the thickness is 1 mm. The system is viewed from above and constrained between a sieve and a glass plate. When immersed in distilled water (tinted in red), the outer ring swells. The inner disc acts as a constraint preventing the system to expand freely. As a consequence of this confinement, creases develop at the free boundary of the system over some threshold in volume variation, as shown on the right figure.

Both the ring and the disc are assumed to be hyperelastic bodies of different stiffnesses and only the ring undergoes a process of volume variation. Calculations are conducted in two cases: either at fixed volume (kinematic model of biological growth) or at fixed chemical potential of the solvent (poroelastic theory of

swelling). In addition, we assume the existence of a surface energy, like surface tension, at the free boundary of the ring. We shall treat the full problem using nonlinear elasticity without any assumptions on the thickness of the ring nor the relative stiffness of the substrate and the ring. The case of a flat growing layer sitting on top of an infinite substrate can be recovered in the limit where the radius of the inner disc goes to infinity. While this work aims at clarifying the distinctions between biological growth and swelling, it should also provides important results for the growth (biological or not) of stratified media.

The organization of this paper is as follow. In section 2, we discuss the processes of growth and swelling and derive the equilibrium equations in both variational and differential form that must be satisfied in each case. In the following section, we explicit the structure of the base state that will be used for the linear stability analysis. In section 4, we recall the incremental equations that governs the system in the vicinity of the radially symmetric nonlinear solution and formulate the Boundary-Value Problems (hereafter referred to as BVPs) that have to be solved numerically. In section 5, the numerical results are discussed and compared to available experimental data and asymptotic results. Section 6 is devoted to conclusive remarks and discuss the implications of the present work with regards to tumor growth and the use of hydrogels as soft tissues substitutes. Results from asymptotic analysis used in section 5 are explicated in Appendix A.

2. Growth models and equilibrium condition

According to the previous discussion, although somewhat similar from a macroscopic perspective, growth and swelling have distinct microscopic mechanisms. For the purpose of illustration, let us consider an idealized situation and compare the free (without any external physical or geometrical constraint) growth of a homogeneous biological tissue with the free swelling of a homogeneous sample of hydrogel. Provided that the timescale associated with the growth process is much larger than that of the diffusion process inside the sample, and assuming that the growth program only depends on the concentration of nutriment, growth can be considered homogeneous throughout our system. For a given amount of nutriment and therefore a given volume variation, the sample will reach an equilibrium state. Since the sample can expand freely, there is no elastic energetical cost associated with this growth process and the elastic energy of the system is zero in the final state. On the other hand, a gel is a network of polymer chains in equilibrium with a solvent. When brought in contact with an infinite reservoir of solvent molecules, they infiltrate the network and stretch the polymer chains, until the energy of the system reaches a minimum. In this case, the equilibrium volume cannot be prescribed but rather is the result from a competition between the elastic stretching of the polymer chains and the chemical attraction between the solvent molecules and the polymer chains. One of the key differences between those two phenomena is therefore the fact that, at equilibrium, the swelling sample has a non-zero elastic energy. As we shall see later on, this feature is crucial for the process of pattern formation.

2.1. Biological growth and the Kröner-Lee decomposition

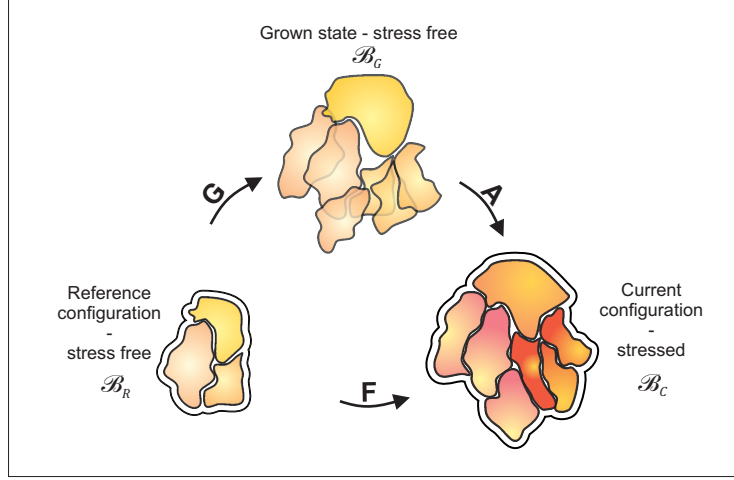


Figure 2: Schematic representation of the Kröner-Lee decomposition. The system, initially in a stress-free configuration \mathcal{B}_R is first mapped to the state \mathcal{B}_G which is sometimes referred to as a *collection of configuration*, as it has holes and overlaps. In a second step, the integrity of the body is recovered by applying elastic strains to obtain a residually stressed current configuration \mathcal{B}_C .

As mentioned in the introduction, a fairly general representation of the growth process is given by a space dependent tensor $\mathbf{G}(\vec{X}, t)$ such that an infinitesimal line element $d\vec{X}$ in the reference configuration \mathcal{B}_R is mapped to the (virtual) line element $\delta\vec{\lambda} = \mathbf{G}d\vec{X}$ after the growth process. We stress the fact that, since growth may be an incompatible process, the state \mathcal{B}_G of the body after the growth process is, in general, not a configuration, hence the presence of an inexact differential δ in the previous formula. Apart from the possible incompatibility of the growth process with itself, geometrical constraints can also be present that prevent the body to expand according to the prescribed growth field. The idea of the Kröner-Lee decomposition (see (Rodriguez et al., 1994)) is to introduce an *elastic* tensor \mathbf{A} such that $\mathbf{F} = \mathbf{A}\mathbf{G}$ is the *geometric deformation gradient* (see Figure 2). The tensor \mathbf{A} provides the strains necessary to maintain the integrity of the body with itself and with boundary conditions. The tensor \mathbf{F} is indeed the gradient of the deformation field $\vec{x}(\vec{X})$ that maps the initial configuration to the final (observed) configuration so that $d\vec{x} = \mathbf{F}d\vec{X}$ (hence the presence of an exact differential, represented by d , in this formula). Note that, like \mathbf{G} , the tensor \mathbf{A} , that maps $d\vec{\lambda}$ to $d\vec{x}$ is not the gradient of a deformation field. The elastic process is assumed to be a reversible process taking place in a thermostat at fixed temperature T and we therefore postulate the existence of a Helmholtz free energy density $\mathcal{W} = \mathcal{W}(\mathbf{A})$ depending only on the elastic part \mathbf{A} of the deformation gradient.

Let us define the energy functional $\mathcal{E}[\vec{x}]$ that depends on the unknown deformation field \vec{x} :

$$\mathcal{E}[\vec{x}] \equiv \int_{\mathcal{B}_G} \mathcal{W}(\mathbf{A}) dV_G \quad (1)$$

where dV_G is an infinitesimal volume element of the grown state and consequently the integral extends over the grown state \mathcal{B}_G . Since we focus mainly on biological materials of which water is the primary ingredient, we shall assume elastic incompressibility. To enforce this constraint, we introduce a Lagrange parameter p into formula (1) which reads:

$$\mathcal{E}[\vec{x}, p] = \int_{\mathcal{B}_G} \mathcal{W}(\mathbf{A}) dV_G - \int_{\mathcal{B}_G} p (\det \mathbf{A} - 1) dV_G \quad (2)$$

Note that we have written the explicit dependence of \mathcal{E} on the unknown field p because it will enter in the variational procedure. To obtain a Lagrangian formulation, let us rewrite the potential elastic energy as an integral over the reference state \mathcal{B}_R . The infinitesimal volume elements of the grown state and of the reference configuration are connected via $dV_G = J_G dV_R$ with $J_G = \det \mathbf{G}$. Accordingly,

$$\mathcal{E}[\vec{x}, p] = \int_{\mathcal{B}_R} J_G \{ \mathcal{W}(\mathbf{A}) - p (\det \mathbf{A} - 1) \} dV_R \quad (3)$$

Thermodynamics dictates that, during an isothermal, isochoric process, the change in the energy functional $\delta \mathcal{E} = \mathcal{E}[\vec{x} + \delta \vec{x}, p + \delta p] - \mathcal{E}[\vec{x}, p]$ of the system should be equal to the work done by external mechanical forces onto the system. This condition reads:

$$\delta \mathcal{E} = \int_{\mathcal{B}_R} \vec{B} \cdot \delta \vec{x} dV_R + \int_{\partial \mathcal{B}_R} \vec{T} \cdot \delta \vec{x} dA_R \quad (4)$$

where \vec{B} and \vec{T} are the volume and surface forces in the reference configuration, respectively. $\partial \mathcal{B}_R$ is the boundary of the region \mathcal{B}_R and dA_R is an infinitesimal area element on this boundary. Expanding the variation $\delta \mathcal{E}$ in terms of δp and $\delta \mathbf{F}$ yields:

$$\delta \mathcal{E} = \int_{\mathcal{B}_R} J_G \left\{ \left(\mathbf{G}^{-1} \frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \mathbf{A}} - p \mathbf{G}^{-1} \mathbf{A}^{-1} \right) \delta \mathbf{F} + (\det \mathbf{A} - 1) \delta p \right\} dV_R \quad (5)$$

Inserting this expression in (4) and integrating by parts, we get:

$$\int_{\mathcal{B}_R} J_G (\det \mathbf{A} - 1) \delta p dV_R - \int_{\mathcal{B}_R} (\text{Div} \mathbf{S} + \vec{B}) \cdot \delta \vec{x} dV_R - \int_{\partial \mathcal{B}_R} (\vec{T} - \mathbf{S}^\top \vec{N}) \cdot \delta \vec{x} dA_R = 0 \quad (6)$$

where \vec{N} is the unit outward normal vector to the reference boundary $\partial \mathcal{B}_R$ and we have defined the nominal stress tensor as:

$$\mathbf{S} = J_G \mathbf{G}^{-1} \frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \mathbf{A}} - J_G p \mathbf{G}^{-1} \mathbf{A}^{-1}. \quad (7)$$

At equilibrium, this expression must be valid for arbitrary $\delta \vec{x}$ and δp and therefore we get the following BVP:

$$\left. \begin{aligned} \text{Div} \mathbf{S} + \vec{B} &= 0 \\ \det \mathbf{A} &= 1 \end{aligned} \right\} \quad \text{in } \mathcal{B}_R \quad (8)$$

$$\mathbf{S}^\top \vec{N} = \vec{T} \quad \text{on } \partial \mathcal{B}_R \quad (9)$$

For completeness, let us introduce the Cauchy stress tensor \mathbf{T} :

$$\mathbf{T} = J_F^{-1} \mathbf{F} \mathbf{S} = \mathbf{A} \frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \mathbf{A}} - p \mathbf{I}. \quad (10)$$

where \mathbf{I} is the identity tensor and $J_F = \det \mathbf{F} = \det \mathbf{G}$. The Eulerian formulation of (8)-(9) is:

$$\left. \begin{aligned} \text{div} \mathbf{T} + \vec{b} &= 0 \\ \det \mathbf{A} &= 1 \end{aligned} \right\} \quad \text{in } \mathcal{B}_C \quad (11)$$

$$\mathbf{T} \vec{n} = \vec{t} \quad \text{on } \partial \mathcal{B}_C \quad (12)$$

where \vec{b} and \vec{t} are the body forces and surface traction, respectively, in the current configuration. \vec{n} is the unit outward vector normal to the current boundary $\partial \mathcal{B}_C$. Note that the operator div (Div) is the divergence operator with respect to the current (reference) coordinates. Let us introduce now the poroelastic model.

2.2. Poroelastic theory of swelling

We now formulate an equilibrium condition for a swelling gel. The derivation presented here summarize that given in (Hong et al., 2008). A gel is essentially a solid mixture of polymer macromolecules and small solvent molecules. When immersed in a reservoir of solvent molecules (that also acts as a thermostat), the solvent molecules can move between the gel and the reservoir, while polymer chains stay in the gel (see Figure 3). At equilibrium, the chemical potential of the solvent particles in the bath and inside the gel must be equal.

Let us introduce the Helmholtz free energy density of the gel $\mathcal{W} = \mathcal{W}(\mathbf{F}, C)$ that depends on both the deformation gradient \mathbf{F} of the elastic network and the concentration of the solvent molecules. At equilibrium, the change in Helmholtz free energy must be equal to the work done by external mechanical forces plus the work done by the solvent at chemical potential μ . For a change δC in the concentration field of the solvent, we have

$$\int_{\mathcal{B}_R} \delta \mathcal{W}(\mathbf{F}, C) dV_R = \int_{\mathcal{B}_R} \vec{B} \cdot \delta \vec{x} dV_R + \int_{\partial \mathcal{B}_R} \vec{T} \cdot \delta \vec{x} dA_R + \int_{\mathcal{B}_R} \mu \delta C dV_R \quad (13)$$

Let us introduce the grand potential $\widehat{\mathcal{W}}(\mathbf{F}, \mu)$ which is the Legendre transform of $\mathcal{W}(\mathbf{F}, C)$:

$$\widehat{\mathcal{W}}(\mathbf{F}, \mu) = \mathcal{W}(\mathbf{F}, C) - \mu C \quad (14)$$

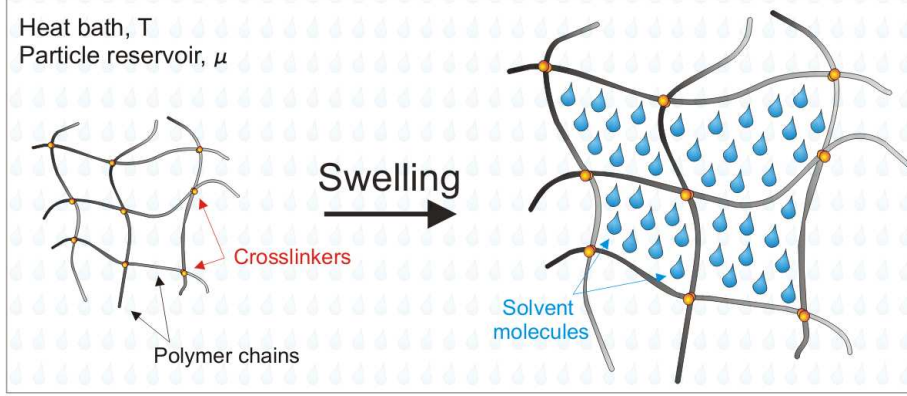


Figure 3: Schematic representation of the poroelastic model. The polymer network is immersed in a particle reservoir that also acts as a heat bath.

Differentiating the previous expression yields the familiar expression $\mu = \partial\mathcal{W}/\partial C$. Once a Helmholtz energy $\mathcal{W}(\mathbf{F}, C)$ is prescribed, this thermodynamic relation can be used to express C as a function of μ , i.e. $C = C(\mu)$. The resulting expression is then inserted in (14) to obtain the function $\widehat{\mathcal{W}}(\mathbf{F}, \mu) = \mathcal{W}(\mathbf{F}, C(\mu)) - \mu C(\mu)$. This step, however, can be circumvented by expressing C as a function of the deformation gradient \mathbf{F} instead, by using the incompressibility relation. To avoid confusion, since the polymer network is itself a compressible structure from a macroscopic perspective, the incompressibility relation for gel is referred to as the molecular incompressibility and states that the volume of an element of gel is the sum of the volume of its incompressible constituents. This condition reads:

$$1 + vC = \det \mathbf{F} \quad (15)$$

where vC is the volume of the solvent molecules divided by the volume of the dry network. Solving this equation for C and inserting the result in (14), we get:

$$\widehat{\mathcal{W}}(\mathbf{F}, \mu) = \mathcal{W}\left(\mathbf{F}, \frac{\det \mathbf{F} - 1}{v}\right) - \frac{\mu}{v} (\det \mathbf{F} - 1) \quad (16)$$

In terms of the grand potential $\widehat{\mathcal{W}}(\mathbf{F}, \mu)$, the equilibrium condition reads in variational form:

$$\int_{\mathcal{B}_R} \delta \widehat{\mathcal{W}}(\mathbf{F}, \mu) dV_R = \int_{\mathcal{B}_R} \vec{B} \cdot \delta \vec{x} dV_R + \int_{\partial \mathcal{B}_R} \vec{T} \cdot \delta \vec{x} dA_R \quad (17)$$

Here we recover the thermodynamic law stating that an open system in equilibrium with a heat bath and particle reservoir strives towards a minimization of its grand potential (in absence of external mechanical forces). Note that the (prescribed) chemical potential plays a role similar to that of the (yet unknown) pressure in the Kröner-Lee model. This is due to the fact that their conjugate variables, respectively the concentration and the volume are equivalent, up to a multiplicative constant, because of the local

incompressibility constraint. However, the dependence on the parameter μ need not be written explicitly because it does not enter the variational procedure and we therefore drop the dependence on μ to avoid confusion. Accordingly, we define the energy functional $\widehat{\mathcal{E}}[\vec{x}]$ that only depends on the unknown field \vec{x} :

$$\widehat{\mathcal{E}}[\vec{x}] \equiv \int_{\mathcal{B}_R} \widehat{\mathcal{W}}(\mathbf{F}) dV_R \quad (18)$$

Expanding the function $\widehat{\mathcal{W}}(\mathbf{F})$ in terms of $\delta\mathbf{F}$ yields:

$$\delta\widehat{\mathcal{W}}(\mathbf{F}) = \frac{\partial\widehat{\mathcal{W}}}{\partial\mathbf{F}} \delta\mathbf{F} \quad (19)$$

Defining $\widehat{\mathbf{S}} = \partial\widehat{\mathcal{W}}/\partial\mathbf{F}$, the same calculation as previously results in the following boundary value problem:

$$\text{Div}\widehat{\mathbf{S}} + \vec{B} = 0 \quad \text{in } \mathcal{B}_R \quad (20)$$

$$\widehat{\mathbf{S}}^\top \vec{N} = \vec{T} \quad \text{on } \partial\mathcal{B}_R \quad (21)$$

Note that another approach, distinct from (Hong et al., 2008), could be used to obtain the previous boundary problem. The work associated with the solvent is the last term of (13):

$$\int_{\mathcal{B}_R} \mu \delta C dV_R \quad (22)$$

Using the incompressibility relation (15), the change $\mu \delta C$ can be written in terms of $\delta\mathbf{F}$ and reads:

$$\int_{\mathcal{B}_R} \mu \delta C dV_R = \int_{\mathcal{B}_R} \frac{\mu}{v} \delta(\det \mathbf{F} - 1) dV_R = \int_{\mathcal{B}_R} \frac{\mu}{v} \det \mathbf{F} \mathbf{F}^{-1} \delta\mathbf{F} dV_R \quad (23)$$

Integrating by parts, this last integral can be rewritten:

$$\int_{\mathcal{B}_R} \frac{\mu}{v} J_F \mathbf{F}^{-1} \delta\mathbf{F} dV_R = \int_{\partial\mathcal{B}_R} \frac{\mu}{v} J_F \mathbf{F}^{-\top} \vec{N} \cdot \delta\vec{x} dA_R - \int_{\mathcal{B}_R} \text{Div} \left(\frac{\mu}{v} J_F \mathbf{F}^{-1} \right) \delta\vec{x} dV_R \quad (24)$$

Nanson's formula (see, for example, (Ogden, 1997)) states that the last term on the right-hand side of (24) is zero. The first term on the right hand side amounts to an hydrostatic pressure $-\mu/v$. Therefore the study of a swelling gel reduces to that of a compressible structure with strain-energy function \mathcal{W} subject to hydrostatic loading. Defining the stress $\mathbf{S} = \partial\mathcal{W}/\partial\mathbf{F}$, we get the following BVP:

$$\text{Div}\mathbf{S} + \vec{B} = 0 \quad \text{in } \mathcal{B}_R \quad (25)$$

$$\mathbf{S}^\top \vec{N} = \vec{T} + \frac{\mu}{v} J_F \mathbf{F}^{-\top} \vec{N} \quad \text{on } \partial\mathcal{B}_R \quad (26)$$

Of course the BVP's (20)-(21) and (25)-(26) are equivalent but this last formulation stresses that swelling amounts to an effect located at the boundary of the body and does not affect the balance of force in the

bulk material. As a short digression, note that, in the vocabulary of mixture theory, \mathbf{S} is referred to as the *partial stress* associated with the solid phase, while the partial stress associated with the solvent phase is $\frac{\mu}{v} J_F \mathbf{F}^{-\top}$ (since it has zero divergence, it only appears as a boundary term).

2.3. Incorporation of surface tension

If a surface energy is associated with the free boundary of the system, it creates a traction \vec{t} which expression in the current configuration is:

$$\vec{t} = -\sigma k \vec{n} \quad (27)$$

where k is the curvature of the boundary in the current configuration. In a Lagrangian framework, this traction becomes:

$$\vec{T} = -\sigma k J_F \mathbf{F}^{-\top} \vec{N} \quad (28)$$

Now that we have established the BVP's to be solved for either a growing or a swelling body, let us formulate the specific problem we shall treat in the remaining of the paper.

3. Nonlinear symmetric configuration

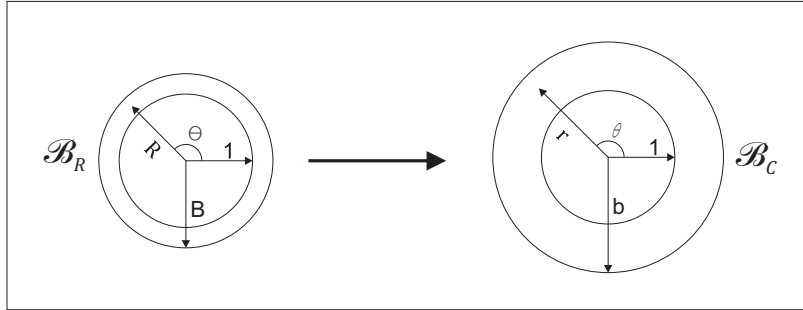


Figure 4: We assume that the reference configuration \mathcal{B}_R is mapped to a radially symmetric current configuration \mathcal{B}_C . The inner disc is an incompressible body and it thus keeps its initial value 1. The reference (resp. current) configuration is described by the variable (R, Θ) (resp. r, θ).

We consider the following model system: an incompressible elastic disc (body I) of radius unity is surrounded by an elastic ring (body II), with internal radius 1 and external radius B , as illustrated in Figure 3. Using cylindrical coordinates (R, Θ) , the reference configurations of bodies I and II are defined as the regions:

$$\mathcal{B}_{IR} = \{(R, \Theta) \in \mathbb{R} \times [0, 2\pi[\mid 0 \leq R \leq 1, \quad 0 \leq \Theta < 2\pi\} \quad (29)$$

$$\mathcal{B}_{II R} = \{(R, \Theta) \in \mathbb{R} \times [0, 2\pi[\mid 1 \leq R \leq B, \quad 0 \leq \Theta < 2\pi\} \quad (30)$$

From this reference state, that we shall assume stress-free, the external ring undergoes a volume variation process while the volume of the inner disc remains unchanged. The case where bodies I and II grow at different rate can always be found by a simple overall dilatation. We assume the system first evolves in a symmetric fashion. Since the inner disc does not swell nor grow, and because of the incompressibility condition, the position of each particle of the disc is left unchanged during this process. After the deformation, the bodies I and II in their current configuration (respectively \mathcal{B}_{IC} and \mathcal{B}_{IIC}) are therefore described by the domains:

$$\mathcal{B}_{IC} = \{(r, \theta) \in \mathbb{R} \times [0, 2\pi[\mid 0 \leq r = r_I(R) = R \leq 1, \quad 0 \leq \theta = \Theta < 2\pi\} \quad (31)$$

$$\mathcal{B}_{IIC} = \{(r, \theta) \in \mathbb{R} \times [0, 2\pi[\mid 1 \leq r = r_{II}(R) \leq b, \quad 0 \leq \theta = \Theta < 2\pi\} \quad (32)$$

The mapping $r_{II}(R)$ is found by solving the BVP (8)-(9) or (20)-(21) (or their Eulerian counterparts), in which the volume forces \vec{B} are set to zero. Hereafter, a subscript II (resp. I) designates a quantity defined on the body II (resp. I).

3.1. Homogeneous growth

Within the ring, we assume the growth process to be homogeneous. It is represented by a tensor \mathbf{G} of the following form:

$$\mathbf{G} = \begin{pmatrix} \gamma & 0 \\ 0 & \gamma \end{pmatrix} \quad (33)$$

Since we are looking at solutions which are independent of Θ , the gradient of the deformation tensor \mathbf{F} is given by:

$$\mathbf{F} = \begin{pmatrix} \frac{\partial r_{II}}{\partial R} & 0 \\ 0 & \frac{r_{II}}{R} \end{pmatrix} \quad (34)$$

Using the multiplicative decomposition hypothesis $\mathbf{F} = \mathbf{A}\mathbf{G}$ as well as the incompressibility condition $\det \mathbf{A} = 1$, we get the following relation:

$$\frac{\partial r_{II}}{\partial R} \frac{r_{II}}{R} = \gamma^2 \quad (35)$$

This can be readily integrated, and since the continuity of displacements at the interface between bodies I and II imposes $r_I(1) = r_{II}(1) = 1$, the position of a particle in the current configuration is given by:

$$r_{II}(R) = \sqrt{\gamma^2 R^2 + (1 - \gamma^2)}. \quad (36)$$

Now we use the balance of linear momentum to find the hydrostatic pressure associated with the constraint of incompressibility in both the ring and the disc. Here we anticipate the fact that the incremental equilibrium equation will be expressed in the current configuration, and we choose to solve the BVP (11)-(12). The only equation that does not vanish identically is:

$$\frac{dT_{rr}}{dr} + \frac{1}{r} (T_{rr} - T_{\theta\theta}) = 0 \quad (37)$$

We now assume that the behavior of the body II is described by a Neo-Hookean constitutive law, which strain-energy function can be written $\mathcal{W}_{II} = \mu_{II} ((\lambda_{IIr})^2 + (\lambda_{II\theta})^2 - 2) / 2$, where λ_{IIr} and $\lambda_{II\theta}$ are the principal stretches (the eigenvalues of the elastic tensor \mathbf{A}). On making use of the definition (10) for the Cauchy stress, equation (37) becomes:

$$\frac{dp_{II}}{dr} = \mu_{II} \left(\frac{d\lambda_{IIr}^2}{dr} + \frac{1}{r} (\lambda_{IIr}^2 - \lambda_{II\theta}^2) \right). \quad (38)$$

In current coordinates, the stretches $\lambda_{IIr}(r)$ and $\lambda_{II\theta}(r)$ reads:

$$\lambda_{IIr}(r) \equiv \lambda_{II}(r) = \sqrt{1 + \frac{\gamma^2 - 1}{r}}, \quad \lambda_{II\theta}(r) = \frac{1}{\lambda_{II}(r)}. \quad (39)$$

Integration of Equation (38), using the boundary condition $T_{IIrr}(b) = -\sigma/b$ for the Cauchy stress, $b = r_{II}(B)$ being the deformed outer radius, yields the expression in current coordinates for the pressure field $p_{II}(r)$ in the ring:

$$p_{II}(r) = \frac{\sigma}{b} + \frac{\mu_{II}}{2} \left(\lambda_{II}^2(b) + \lambda_{II}^2(r) + \log \left(\frac{\lambda_{II}^2(b)}{\lambda_{II}^2(r)} \right) \right). \quad (40)$$

The inner disc is unstretched ($\lambda_{Ir} = \lambda_{I\theta} = 1$) in the current configuration and we only assume it is made of an homogeneous isotropic incompressible material with strain-energy function \mathcal{W}_I . By consistency with the classical theory for linear materials, we must have:

$$\frac{\partial \mathcal{W}_I}{\partial \lambda_{Ir}} (\mathbf{I}) = \frac{\partial \mathcal{W}_I}{\partial \lambda_{I\theta}} (\mathbf{I}) = \mu_I, \quad (41)$$

μ_I being the classical Young's modulus of the body I . From this result, we have:

$$T_{Irr} = T_{I\theta\theta} = \mu_I - p_I(r). \quad (42)$$

Insertion of (42) in equation (37) implies that the pressure p_I inside the disc must be constant. Its value is given by the continuity of normal traction at the interface $r = 1$, i.e $T_{Irr}(1) = T_{IIrr}(1)$ and reads:

$$p_I = \mu_I + \frac{\sigma}{b} + \frac{\mu_{II}}{2} \left(\lambda_{II}^2(b) - \gamma^2 + \log \left(\frac{\lambda_{II}^2(b)}{\gamma^2} \right) \right). \quad (43)$$

3.2. Swelling

In the case of swelling, a different strain-energy function must be used for the swelling ring. In all generality, \mathcal{W}_{II} contains terms that describes the elasticity of the polymer network and various contributions from the interaction between the solvent molecules and the polymer chains. To keep the model as simple as possible, we choose to ignore mixing contributions and take into account only the elastic energy of the (highly compressible) solid network. The most natural generalization of the Neo-Hookean model for compressible material is given by the following strain-energy function:

$$\mathcal{W}_{II} = \frac{\mu_{II}}{2} (\lambda_{IIr}^2 + \lambda_{II\theta}^2 - 2 - 2 \log \lambda_{IIr} \lambda_{II\theta}). \quad (44)$$

We can write the equilibrium equation for the mapping $r_{II}(R)$. In Lagrangian form, this equation reads:

$$\frac{\partial^2 r_{II}}{\partial R^2} \left\{ 1 + 1/\left(\frac{\partial r_{II}}{\partial R} \right)^2 \right\} + \frac{1}{R} \frac{\partial r_{II}}{\partial R} \left\{ 1 - 1/\left(\frac{\partial r_{II}}{\partial R} \right)^2 \right\} - \frac{r_{II}}{R^2} + \frac{1}{r_{II}} = 0, \quad (45)$$

subjected to the following boundary conditions:

$$r_{II}(1) = 1 \quad (46)$$

$$\left. \frac{\partial r_{II}}{\partial R} \right|_{R=B} - 1/\left. \frac{\partial r_{II}}{\partial R} \right|_{R=B} = \frac{\mu}{v\mu_{II}} \frac{r_{II}(B)}{B} - \frac{\sigma}{B}. \quad (47)$$

Unfortunately, no analytical solution to this equation is available and it must be integrated numerically.

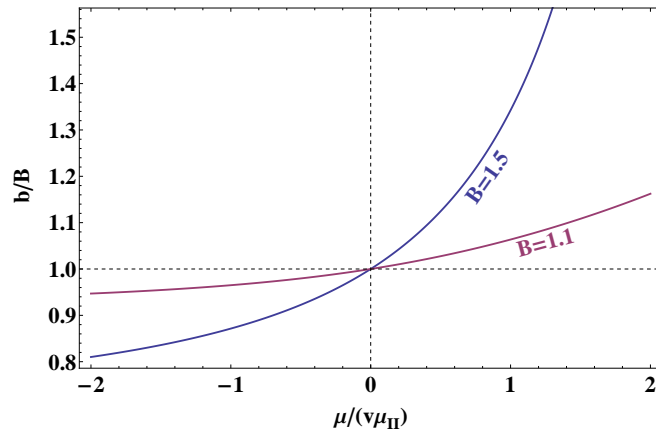


Figure 5: Plot of the ratio b/B as a function of the reduced chemical potential $\mu/(v\mu_{II})$ for two different values of the initial radius B .

Figure 5 shows the change in diameter b/B of the system as a function of the control parameter $\mu/(v\mu_{II})$. Note that with our choice of constitutive relationship for the elastic network, a negative value of μ induces de-swelling, while positive μ leads to an increase in the volume of the ring. Finally, for the swelling case, the pressure inside the inner disc is given by the following formula:

$$p_I = \mu_I + \frac{\mu}{v} \lambda_{II\theta}(1) + \mu_{II} \left(\frac{1}{\lambda_{IIr}(1)} - \lambda_{IIr}(1) \right). \quad (48)$$

3.3. Discussion of the base state

Figure 6 shows the profile of the radial λ_{IIr} and circumferential stretches $\lambda_{II\theta}$, the degree of compression $J_F = \lambda_{IIr}\lambda_{II\theta}$, as well as the tensile (T_{IIrr}) and circumferential ($T_{II\theta\theta}$) components of the Cauchy stress tensor as a function of the current space variable r .

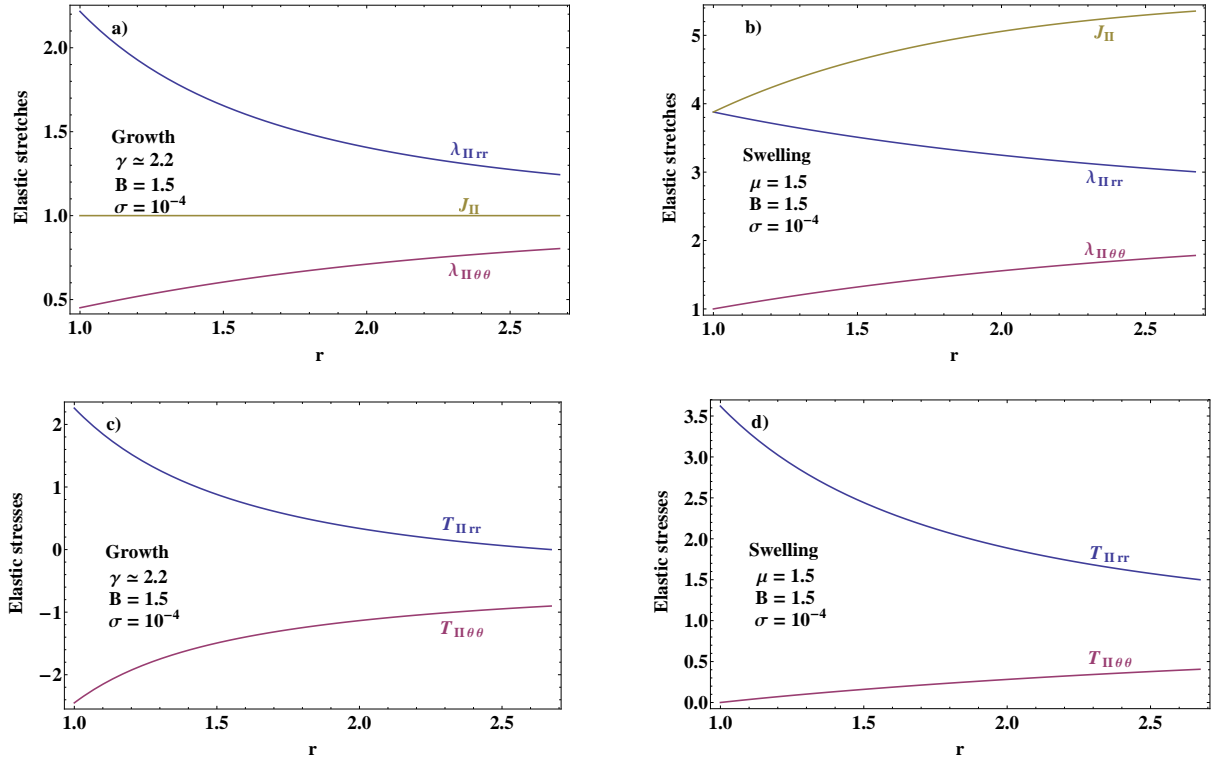


Figure 6: Figures a) and b) display the elastic stretches for the Kröner-Lee model and poroelastic theory, respectively, as a function of the current space variable r . In both cases, the reference outer radius is $B = 1.5$ and the current radius is $b = 2.7$. Note that, in contrast with the prescribed volumetric strain model, the growth process is inhomogeneous in the poroelastic theory (J_{II} is a function of r). Figure c) and d) show the Cauchy stress $\mathbf{T} = J_F^{-1} \mathbf{F} \mathbf{S}$ where $\mathbf{S} = \partial \mathcal{W} / \partial \mathbf{F}$ in the current configuration.

In both cases, when the volume of the annulus increases, the circumferential stress $T_{\theta\theta}$ is compressive (destabilizing effect) and the radial stress T_{rr} is tensile (stabilizing effect, see (Goriely & Ben Amar, 2005;

Goriely et al., 2006)). The situation is reversed when the volume of the ring decreases. Both stresses are maximum (in absolute value) near the geometrical constraint ($r = 1$) and decrease monotonically (in absolute value) between the core and the free edge. Because of the symmetry, no shear stress is generated in this configuration. Despite their apparent simplicity, two important physical observations can be made: (i) the degree of swelling is inhomogeneous and is minimum around the constraint (the core). This implies that swelling is an instance of stress-modulated growth, in which stress inhibits the swelling process (this was noted by (Hong et al., 2009)); (ii) Because of the inhomogeneity in the swelling field, the compressive circumferential stress saturates near the core. Consequently, the orthoradial compression induced by swelling is more homogeneous throughout the thickness than its fixed-volume counterpart, for which no mechanism of saturation exists.

In the case of increasing volume, the inner disc is under homogeneous compression ($T_{Irr} = T_{I\theta\theta} < 0$), whereas volumetric resorption of the outer ring leads to homogeneous tension. This result is somewhat similar to previous conclusions from Eshelby on the state of stress in a spherical inclusion, subjected to an *eigenstrain*, immersed in an infinite linear elastic matrix.

From this nonlinear symmetric base state, we now study the possibility for more complex structures to emerge. Before carrying the linear stability analysis for each system, we briefly recall the derivation of the incremental equations governing the behavior of an elastic system in the vicinity of a finite deformation (the base state).

4. Linear stability analysis

4.1. Derivation of the incremental equations

Neglecting body forces, BVP's (8)-(9) and (20)-(21) can be cast in the general form:

$$\left. \begin{aligned} \text{Div} \mathbf{S} &= 0 \\ C(\mathbf{A}) &= 0 \\ \mathbf{S} &= \mathbf{H}(\mathbf{A}) - p \frac{\partial C}{\partial \mathbf{A}} \\ \mathbf{A} &= \mathbf{F} \mathbf{G}^{-1} \end{aligned} \right\} \quad \text{in } \mathcal{B}_0 \quad (49)$$

$$\mathbf{S}^\top \vec{N} = \left(\frac{\mu}{v} - \sigma k \right) J_F \mathbf{F}^{-1} \vec{N} \quad \text{on } \partial \mathcal{B}_0 \quad (50)$$

Of course the constraint $C(\mathbf{A})$ is empty and $\mathbf{G} = \mathbf{I}$ for the swelling case, while $\mu = 0$ in the growing case. Now, let us assume a solution $(\vec{x}^{(0)}, p^{(0)})$ to the BVP (49)-(50) is known. We consider a perturbation $(\vec{x}^{(1)}, p^{(1)})$ such that:

$$\vec{x} = \vec{x}^{(0)} + \epsilon \vec{x}^{(1)}, \quad p = p^{(0)} + \epsilon p^{(1)} \quad (51)$$

where the superscript 1 indicates an incremental quantity. From (51), we can define the incremental geometric deformation tensor:

$$\mathbf{F} = \vec{\text{Grad}}(\vec{x}) = \left(1 + \epsilon \mathbf{F}^{(1)}\right) \mathbf{F}^{(0)} \quad (52)$$

The specific form of this expansion results in the fact that the perturbation $\vec{x}^{(1)}$ is expressed in the current configuration, i.e, $\vec{x}^{(1)} = \vec{x}^{(1)}(\vec{x}^{(0)})$. Since the perturbation occurs at constant mass, we get for the elastic deformation tensor the relation:

$$\mathbf{A} = \vec{\text{Grad}}(\vec{x}) = \left(1 + \epsilon \mathbf{A}^{(1)}\right) \mathbf{A}^{(0)} \quad (53)$$

So that $\mathbf{F}^{(0)} = \mathbf{A}^{(0)} \cdot \mathbf{G}$ and $\mathbf{F}^{(1)} = \mathbf{A}^{(1)}$. Let us define the incremental nominal stress:

$$\mathbf{S} = \mathbf{S}^{(0)} + \epsilon \mathbf{S}^{(1)} \quad (54)$$

Insertion of (53) in the definition for the nominal stress and subsequent identification with (54) yields:

$$\mathbf{S}^{(0)} = \mathbf{H}(\mathbf{A}^{(0)}) - p^{(0)} \frac{\partial C}{\partial \mathbf{A}} \Big|_{\mathbf{A}^{(0)}} \quad (55)$$

and:

$$\mathbf{S}^{(1)} = \frac{\partial \mathbf{H}}{\partial \mathbf{A}} \Big|_{\mathbf{A}^{(0)}} \mathbf{F}^{(1)} \mathbf{A}^{(0)} - p^{(1)} \frac{\partial C}{\partial \mathbf{A}} \Big|_{\mathbf{A}^{(0)}} - p^{(0)} \frac{\partial^2 C}{\partial \mathbf{A} \partial \mathbf{A}} \Big|_{\mathbf{A}^{(0)}} \mathbf{F}^{(1)} \mathbf{A}^{(0)} \quad (56)$$

If now the nominal stress is expressed in the current configuration rather than in the (fixed) reference configuration, we have:

$$\mathbf{S}_0^{(1)} \equiv J_F^{-1} \mathbf{F}^{(0)} \mathbf{S}^{(1)} = \mathcal{L} : \mathbf{F}^{(1)} - p^{(1)} J_F^{-1} \mathbf{F}^{(0)} \frac{\partial C}{\partial \mathbf{A}} \Big|_{\mathbf{A}^{(0)}} - p^{(0)} \mathcal{C} : \mathbf{F}^{(1)} \quad (57)$$

where the tensors \mathcal{L} and \mathcal{C} are defined through the following relations:

$$\mathcal{L} : \mathbf{F}^{(1)} = J_A^{-1} J_G^{-1} \mathbf{F}^{(0)} \cdot \frac{\partial \mathbf{H}}{\partial \mathbf{A}} \Big|_{\mathbf{A}^{(0)}} \mathbf{F}^{(1)} \mathbf{A}^{(0)} \quad (58)$$

$$\mathcal{C} : \mathbf{F}^{(1)} = J_A^{-1} J_G^{-1} \mathbf{F}^{(0)} \cdot \frac{\partial^2 C}{\partial \mathbf{A} \partial \mathbf{A}} \Big|_{\mathbf{A}^{(0)}} \mathbf{F}^{(1)} \mathbf{A}^{(0)} \quad (59)$$

In current coordinates, the incremental equilibrium equation takes the form:

$$\text{div} \mathbf{S}_0^{(1)} = \mathbf{0} \quad (60)$$

Together with the incremental constraint equation:

$$\left. \frac{\partial C}{\partial \mathbf{A}} \right|_{\mathbf{A}^{(0)}} \mathbf{A}^{(1)} = 0 \quad (61)$$

Since the chemical potential is fixed, the incremental counterpart of the boundary condition is:

$$(\mathbf{S}_0^{(1)})^\top \vec{n} = \left(\frac{\mu}{v} - \sigma k^{(0)} \right) \text{Tr} \mathbf{F}^{(1)} \vec{n} - \left(\frac{\mu}{v} - \sigma k^{(0)} \right) (\mathbf{F}^{(1)})^\top \vec{n} - \sigma k^{(1)} \vec{n} \quad (62)$$

where $k^{(0)}$ is the curvature of the current boundary $\partial \mathcal{B}_C$ and $k^{(1)}$ is the increment in curvature induced by the perturbation.

4.2. Solution for the inner disc

The inner disc (body I) is made of an isotropic homogeneous incompressible material. In addition, the disc is unstretched in the current configuration, although it is under pressure. Consequently the equations describing the behavior of this body in the vicinity of the unstretched configuration must reduce to the classical equations of linear elasticity for isotropic materials. Indeed we have, $\mathbf{G} = \mathbf{I}$, $J_F = J_G = J_A = 1$ and $\mathbf{A} = \mathbf{F}$. The constitutive relation (55) reads:

$$\mathbf{S}_0^{(1)} = \mathcal{L} : \mathbf{F}^{(1)} - p^{(1)} \mathbf{I} + p^{(0)} \mathbf{F}^{(1)}. \quad (63)$$

While the incremental incompressibility relation (61) reads:

$$\text{Tr}(\mathbf{F}^{(1)}) = 0 \quad \text{that is} \quad \frac{\partial u}{\partial r} + \frac{1}{r} \left(\frac{\partial v}{\partial \theta} + u \right) = 0 \quad (64)$$

Equilibrium equation (60) can be rewritten:

$$\text{div}(\mathcal{L} : \mathbf{F}^{(1)}) + (\mathbf{F}^{(1)})^T \cdot \text{grad} p^{(0)} - \text{grad} p^{(1)} = \mathbf{0} \quad (65)$$

In polar coordinates and taking into account the fact that the underlying deformation is independent of θ , equation (65) reads, in component form:

$$\begin{aligned} p_r = & \left(r \frac{\partial \mathcal{L}_{\theta\theta rr}}{\partial r} - \mathcal{L}_{\theta\theta\theta\theta} \right) \frac{u + v_\theta}{r^2} + \mathcal{L}_{\theta r \theta r} \frac{u_{\theta\theta} - v_\theta}{r^2} \\ & + \mathcal{L}_{rrrr} u_{rr} + \left(r \frac{\partial \mathcal{L}_{rrrr}}{\partial r} + r \frac{\partial p^{(0)}}{\partial r} + \mathcal{L}_{rrrr} \right) \frac{u_r}{r}, \end{aligned} \quad (66)$$

$$\begin{aligned} p_\theta = & \left(r \frac{\partial \mathcal{L}_{r\theta r\theta}}{\partial r} + \mathcal{L}_{r\theta r\theta} \right) v_r + \mathcal{L}_{\theta\theta\theta\theta} \frac{u_\theta + v_{\theta\theta}}{r} + \left(\frac{\mathcal{L}_{\theta r \theta r}}{r} + \frac{\partial p^{(0)}}{\partial r} \right) (u_\theta - v) \\ & + r \mathcal{L}_{r\theta r\theta} v_{rr}. \end{aligned} \quad (67)$$

And, using the relation (7) for $\mathbf{H}(\mathbf{A})$ and the fact that, within the disc, $\mathbf{A} = \mathbf{G}$, we find the following relation for the instantaneous elastic moduli:

$$\mathcal{L} : \mathbf{F}^{(1)} = \mathbf{F}^{(0)} \cdot \left. \frac{\partial^2 \mathcal{W}_I}{\partial \mathbf{F} \partial \mathbf{F}} \right|_{\mathbf{F}^{(0)}} \mathbf{F}^{(1)} \mathbf{F}^{(0)} \quad (68)$$

Since we are dealing with isotropic material, the only non vanishing components of the instantaneous elastic moduli \mathcal{L} referred to the principal axes are:

$$\begin{aligned} \mathcal{L}_{ii jj} &= \mathcal{L}_{jj ii} = \lambda_i \lambda_j \frac{\partial^2 \mathcal{W}}{\partial \lambda_i \partial \lambda_j}, \\ \mathcal{L}_{ij ij} &= \begin{cases} \frac{\lambda_i^2}{\lambda_i^2 - \lambda_j^2} \left(\lambda_i \frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \lambda_i} - \lambda_j \frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \lambda_j} \right), & \text{if } \lambda_i \neq \lambda_j, \quad i \neq j, \\ \frac{1}{2} \left(\mathcal{L}_{iiii} - \mathcal{L}_{ii jj} + \lambda_i \frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \lambda_i} \right), & \text{if } \lambda_i = \lambda_j, \quad i \neq j, \end{cases} \\ \mathcal{L}_{ij ji} &= \mathcal{L}_{ji ij} = \mathcal{L}_{ij ij} - \lambda_i \frac{\partial \mathcal{W}}{\partial \lambda_i}, \quad i \neq j. \end{aligned} \quad (69)$$

where the λ_i 's are the eigenvalues of the elastic tensor \mathbf{F} . Within the inclusion, $\lambda_{I r} = \lambda_{I \theta} = 1$. Thus the only non-zero components of \mathcal{L} are:

$$\mathcal{L}_{rrrr} = \mathcal{L}_{\theta\theta\theta\theta} = \mathcal{L}_{\theta r \theta r} = \mathcal{L}_{r \theta r \theta} = \mu_I. \quad (70)$$

Therefore, the equilibrium equations reduces to that of a linear homogeneous isotropic solid:

$$\frac{r^2}{\mu_I} \frac{\partial p}{\partial r} = r^2 \frac{\partial^2 u}{\partial r^2} + r \frac{\partial u}{\partial r} - u + \frac{\partial^2 u}{\partial \theta^2} - 2 \frac{\partial v}{\partial \theta}, \quad (71)$$

$$\frac{r}{\mu_I} \frac{\partial p}{\partial \theta} = r^2 \frac{\partial^2 v}{\partial r^2} + r \frac{\partial v}{\partial r} - v + \frac{\partial^2 v}{\partial \theta^2} + 2 \frac{\partial u}{\partial \theta}, \quad (72)$$

We look for solutions of the form $u(r, \theta) = u_I(r) \cos m\theta$, $v(r, \theta) = v_I(r) \sin m\theta$ and $p(r, \theta) = p_I(r) \cos m\theta$. Using the incompressibility relation (64), v_I can be eliminated from the equilibrium equations. We then solve equation (72) for p_I in terms of u_I and we get:

$$p_I = \frac{\mu_I}{m^2 r} \left\{ (m^2 - 1) u_I + r (1 - m^2) u_I' + 4r^2 u_I'' + r^3 u_I''' \right\} \quad (73)$$

where the apostrophe designates a derivative with respect to the variable r . Injecting this solution in equation (71) yields:

$$r^4 u_I'''' + 6r^3 u_I''' + (5 - 2m^2) r^2 u_I'' - (2m^2 + 1) r u_I' + (m^2 - 1)^2 u_I = 0, \quad (74)$$

which solution, with the condition of boundedness at $r = 0$, is:

$$u_I(r) = C_5 r^{(1+m)} + C_6 r^{(m-1)} \quad m \geq 2. \quad (75)$$

where C_5 and C_6 are constants to be determined later.

4.3. Formulation of the boundary-value problem for the growing ring

Inside the ring, we have $\mathbf{A} \neq \mathbf{G}$ and the relation for the instantaneous elastic moduli becomes:

$$\mathcal{L} : \mathbf{F}^{(1)} = \mathbf{A}^{(0)} \cdot \left. \frac{\partial^2 \mathcal{W}_{II}}{\partial \mathbf{A} \partial \mathbf{A}} \right|_{\mathbf{A}^{(0)}} \mathbf{F}^{(1)} \mathbf{A}^{(0)} \quad (76)$$

Comparing this expression with (69), we deduce that the only non-zero components of \mathcal{L} are given by the relations (69) with the λ_i 's being the eigenvalues of \mathbf{A} :

$$\mathcal{L}_{rrrr} = \mathcal{L}_{r\theta r\theta} = \mu_{II} \lambda_{II}^2 = \mu_{II} \left(1 + \frac{\gamma^2 - 1}{r^2} \right) \quad (77)$$

$$\mathcal{L}_{\theta\theta\theta\theta} = \mathcal{L}_{\theta r \theta r} = \frac{\mu_{II}}{\lambda_{II}^2} \quad (78)$$

Therefore, the equilibrium equations (66)-(67) take the form:

$$\frac{r^2}{\mu_{II}} \frac{\partial p}{\partial r} = r^2 \lambda_{II}^2 \frac{\partial^2 u}{\partial r^2} + r \left(r \frac{\partial \lambda_{II}^2}{\partial r} + \frac{1}{2\mu_{II}} \frac{\partial p^{(0)}}{\partial r} + \lambda_{II}^2 \right) \frac{\partial u}{\partial r} - \frac{u}{\lambda_{II}^2} + \frac{1}{\lambda_{II}^2} \frac{\partial^2 u}{\partial \theta^2} - \frac{2}{\lambda_{II}^2} \frac{\partial v}{\partial \theta}, \quad (79)$$

$$\frac{r}{\mu_{II}} \frac{\partial p}{\partial \theta} = r^2 \lambda_{II}^2 \frac{\partial^2 v}{\partial r^2} + r \left(r \frac{\partial \lambda_{II}^2}{\partial r} + \lambda_{II}^2 \right) \frac{\partial v}{\partial r} - \left(\frac{1}{\lambda_{II}^2} + r \frac{\partial p^{(0)}}{\partial r} \right) v + \frac{1}{\lambda_{II}^2} \frac{\partial^2 v}{\partial \theta^2} + \left(\frac{2}{\lambda_{II}^2} + r \frac{\partial p^{(0)}}{\partial r} \right) \frac{\partial u}{\partial \theta} \quad (80)$$

As previously, we look for solutions of the form $u(r, \theta) = u_{II}(r) \cos m\theta$, $v(r, \theta) = v_{II}(r) \sin m\theta$ and $p(r, \theta) = p_{II}(r) \cos m\theta$. Following the same scheme, we eliminate the function v_{II} with the incompressibility condition (64), and then solve equation (80) for p_{II} :

$$p_{II} = \frac{\mu_{II}}{m^2 r} \left\{ (m^2 - 1) (r \lambda_{II}^2)' u_I + r \left((r \lambda_{II}^2)' - m^2 \right) u_I' + r^2 \left((r \lambda_{II}^2)' + 3 \lambda_{II}^2 \right) u_I'' + r^3 \lambda_{II}^2 u_I''' \right\} \quad (81)$$

Combining this result with (79) yields the following equation for u_{II} :

$$\begin{aligned} & r^4 \lambda_{II}^2 u_2'''' + 2r^3 \left((r \lambda_{II}^2)' + 2 \lambda_{II}^2 \right) u_2''' + r^2 \left(r (r \lambda_{II}^2)'' + 5 (r \lambda_{II}^2)' - m^2 \left(\frac{1 + \lambda_{II}^4}{\lambda_{II}^2} \right) \right) u_2'' \\ & + r \left(r (r (\lambda_{II}^2)')' - \lambda_{II}^2 - \frac{m^2}{\lambda_{II}^4} \left(2 \lambda_{II}^2 - r (\lambda_{II}^2)' \right) \right) u_2' + \frac{(m^2 - 1)}{\lambda_{II}^2} \left(m^2 - \lambda_{II}^4 + r \lambda_{II}^2 (r (\lambda_{II}^2)')' \right) u_2 = 0, \end{aligned} \quad (82)$$

We now turn to the formulation of the boundary conditions. At the outer boundary, the boundary condition (62) must be enforced and this implies on $r = b$:

$$\left. \begin{aligned} 2\mu_{II} \lambda_{II}^2 u_{II}' - p_{II} + \frac{\sigma}{b^2} (m^2 - 1) u_{II} &= 0 \\ \frac{\mu_{II} \lambda_{II}^2}{mb} (b u_{II}' + b^2 u_{II}'' + (m^2 - 1) u_{II}) &= 0 \end{aligned} \right\} \quad \text{on } r = b \quad (83)$$

At the boundary between the two media, continuity of tractions and displacements must be maintained and thus on $r = 1$:

$$\left. \begin{aligned} u_{II} &= u_I \\ u'_{II} &= u'_I \\ 2\mu_{II}\lambda_{II}^2 u'_{II} - p_{II} &= 2\mu_I u'_I - p_I \\ \mu_{II}\lambda_{II}^2 (u'_{II} + u''_{II} + (m^2 - 1)u_{II}) &= \mu_I (u'_I + u''_I + (m^2 - 1)u_I) \end{aligned} \right\} \text{ on } r = 1 \quad (84)$$

Note that we have used the incompressibility relation, as well as the boundary conditions at zero-th order to obtain the previous expressions. In a first step, equation (82) for the growth case is numerically integrated with a set of four simple linearly independent boundary conditions, so that we get:

$$u_{II} = C_1 f_1 + C_2 f_2 + C_3 f_3 + C_4 f_4, \quad (85)$$

Using this expression and the solution for the inner disc, we have six unknown constants $\vec{C} = \{C_1, C_2, C_3, C_4, C_5, C_6\}$. The boundary conditions (83)-(84) yields 6 linear equations for those constants. This set of equations can be written formally as:

$$\mathbf{M}_g \left(m, B, \frac{\mu_I}{\mu_{II}}, \gamma, \frac{\sigma}{\mu_{II}} \right) \cdot \vec{C} = \vec{0}. \quad (86)$$

This system admit non-trivial solutions for \vec{C} when the determinant of the matrix \mathbf{M}_g vanishes. Let us introduce the function \mathcal{G} :

$$\mathcal{G} \left(m, B, \frac{\mu_I}{\mu_{II}}, \gamma, \frac{\sigma}{\mu_{II}} \right) = \det \mathbf{M}_g \left(m, B, \frac{\mu_I}{\mu_{II}}, \gamma, \frac{\sigma}{\mu_{II}} \right) \quad (87)$$

Before studying the function \mathcal{G} , we now formulate the BVP to be solved in the case of a swelling ring.

4.4. Formulation of the boundary-value problem for the swelling ring

For the swelling case, $\mathbf{G} = \mathbf{I}$ and $\mathbf{A} = \mathbf{F}$, but in general, we have $\det \mathbf{A} \neq 1$ and the nominal stress reads:

$$\mathbf{S}_0^{(1)} = \mathcal{L} : \mathbf{F}^{(1)} \quad (88)$$

Therefore, the equilibrium equations take the form:

$$\left(r \frac{\partial \mathcal{L}_{\theta\theta rr}}{\partial r} - \mathcal{L}_{\theta\theta\theta\theta} \right) \frac{u + v_\theta}{r^2} + \mathcal{L}_{\theta r \theta r} \frac{u_{\theta\theta} - v_\theta}{r^2} + \mathcal{L}_{rrrr} u_{rr} + \left(r \frac{\partial \mathcal{L}_{rrrr}}{\partial r} + \mathcal{L}_{rrrr} \right) \frac{u_r}{r} = 0 \quad (89)$$

$$\left(r \frac{\partial \mathcal{L}_{r\theta r\theta}}{\partial r} + \mathcal{L}_{r\theta r\theta} \right) v_r + \mathcal{L}_{\theta\theta\theta\theta} \frac{u_\theta + v_{\theta\theta}}{r} + \mathcal{L}_{\theta r \theta r} \frac{u_\theta - v}{r} + r \mathcal{L}_{r\theta r\theta} v_{rr} = 0. \quad (90)$$

When restricted to the swelling problem, the relation (58) for the instantaneous elastic moduli becomes:

$$\mathcal{L} : \mathbf{F}^{(1)} = J_F^{-1} \mathbf{F}^{(0)} \cdot \frac{\partial^2 \mathcal{W}_{II}}{\partial \mathbf{F} \partial \mathbf{F}} \Big|_{\mathbf{F}^{(0)}} \mathbf{F}^{(1)} \mathbf{F}^{(0)} \quad (91)$$

Consequently, the expressions for the components of \mathcal{L} are given by (69) with an extra factor J_F^{-1} . Within the ring, the only non-zero components of \mathcal{L} are then, by virtue of (44) and (69):

$$\mathcal{L}_{rrrr} = \mu_{II} \frac{1 + \lambda_{IIr}^2}{\lambda_{IIr} \lambda_{II\theta}}, \quad \mathcal{L}_{\theta\theta\theta\theta} = \mu_{II} \frac{1 + \lambda_{II\theta}^2}{\lambda_{IIr} \lambda_{II\theta}}, \quad \mathcal{L}_{r\theta r\theta} = \mu_{II} \frac{\lambda_{IIr}}{\lambda_{II\theta}}, \quad (92)$$

$$\mathcal{L}_{\theta r \theta r} = \mu_{II} \frac{\lambda_{II\theta}}{\lambda_{IIr}}, \quad \mathcal{L}_{\theta r r \theta} = \mathcal{L}_{r \theta \theta r} = \mu_{II} \frac{1}{\lambda_{IIr} \lambda_{II\theta}}. \quad (93)$$

Upon separation of variables, the equilibrium equations can be rewritten:

$$-\frac{\mathcal{L}_{\theta\theta\theta\theta}}{r^2} (u_{II} + mv_{II}) - \frac{m\mathcal{L}_{\theta r \theta r}}{r^2} (mu_{II} + v_{II}) + \mathcal{L}_{rrrr} u_{II}'' + \left(\mathcal{L}_{rrrr} + \frac{\mathcal{L}_{rrrr}}{r} \right) u_{II}' = 0 \quad (94)$$

$$(r\mathcal{L}_{r\theta r\theta}' + \mathcal{L}_{r\theta r\theta}) v_{II}' - \frac{m\mathcal{L}_{\theta\theta\theta\theta}}{r} (u_{II} + mv_{II}) - \frac{\mathcal{L}_{\theta r \theta r}}{r} (mu_{II} + v_{II}) + r\mathcal{L}_{r\theta r\theta} v_{II}'' = 0. \quad (95)$$

While the boundary conditions assume the following form:

$$\left. \begin{aligned} \mathcal{L}_{rrrr} u_{II}' - \frac{\mu}{vb} (u_{II} + mv_{II}) + \frac{m\sigma}{b^2} (v_{II} + mu_{II}) &= 0 \\ \mathcal{L}_{r\theta r\theta} v_{II}' - \left(\mu + \mathcal{L}_{r\theta r\theta} - \frac{\sigma}{b} \right) \frac{v_{II} + mu_{II}}{b} &= 0 \end{aligned} \right\} \quad \text{on } r = b \quad (96)$$

$$\left. \begin{aligned} u_{II} &= u_I \\ v_{II} &= v_I \\ \mathcal{L}_{rrrr} u_{II}' - \frac{\mu}{v} (u_{II} + mv_{II}) &= \left(\mu_I + p_I^{(0)} \right) u_I' - p_I \\ \mathcal{L}_{r\theta r\theta} v_{II}' - \left(\frac{\mu}{v} + \mathcal{L}_{r\theta r\theta} \right) (v_{II} + mu_{II}) &= \mu_I \left(-\frac{2u_I' + ru_I''}{m} \right) + \frac{p_I^{(0)}}{m} \left(u_I' - (m^2 - 1) \frac{u_I}{r} \right) \end{aligned} \right\} \quad \text{on } r = 1 \quad (97)$$

Numerical integration of equations (94) and (95) with a set of four simple linearly independent boundary conditions yields:

$$u_{II} = C_1 g_1 + C_2 g_2 + C_3 g_3 + C_4 g_4, \quad (98)$$

$$v_{II} = C_1 h_1 + C_2 h_2 + C_3 h_3 + C_4 h_4. \quad (99)$$

Plugging this results in (96)-(97) result in the following equation for the unknown vector \vec{C} :

$$\mathbf{M}_s \left(m, B, \frac{\mu_I}{v\mu_{II}}, \frac{\mu}{v\mu_{II}}, \frac{\sigma}{\mu_{II}} \right) \cdot \vec{C} = \vec{0}. \quad (100)$$

Let us introduce the function \mathcal{S} :

$$\mathcal{S} \left(m, B, \frac{\mu_I}{\mu_{II}}, \frac{\mu_I}{v\mu_{II}}, \frac{\sigma}{\mu_{II}} \right) = \det \mathbf{M}_s \left(m, B, \frac{\mu_I}{\mu_{II}}, \frac{\mu_I}{v\mu_{II}}, \frac{\sigma}{\mu_{II}} \right) \quad (101)$$

5. Results for the thresholds and wavelengths at thresholds: numerical and analytical results

The first step in the resolution of the eigenproblems formulated above consists in finding the curves of marginal stability for each value of m , that is the hypersurfaces defined by the equation $\mathcal{G} = 0$ in the space of parameters $(m, \gamma, B, \mu_I/\mu_{II}, \sigma)$ for biological growth or $\mathcal{S} = 0$ for the swelling process (in which case the space of parameters is $(m, \mu/(v\mu_{II}), B, \mu_I/\mu_{II}, \sigma)$). In order to obtain comparable results, rather than to use the natural control parameters γ or μ , we take the current thickness at threshold $h = b - 1$ as the control parameter. This choice is the most natural one for comparison between the two models. As it is a very accessible metric, it is also widely employed in experiments (Trujillo et al., 2008). In figure 7, we plot the threshold value h/H as a function of the initial thickness H for which uniqueness of the axially symmetric solution fails for several values of m . In this calculation, the elasticity ratio μ_I/μ_{II} and surface tension σ/μ_{II} are kept fixed (the unit of length is A).

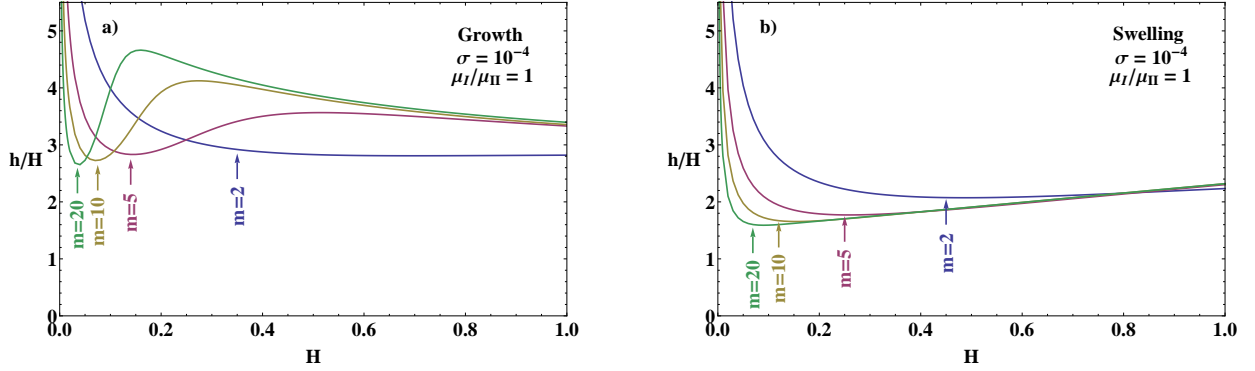


Figure 7: Curves of marginal stability for the following values of $m = 2, 5, 10, 20$ for: a) biological growth and b) the swelling process. The elasticity ratio has the value $\mu_I/\mu_{II} = 1$ while the surface tension is $\sigma = 10^{-4}$. For the range of wavenumbers plotted in this figure, the current thickness h must reach at least 2.5 times the initial thickness H in the growth case for the system to become unstable. This value is much higher than its swelling counterpart (at least 1.5 with this set of parameters).

In both models, for decreasing aspect ratio (or, equivalently, decreasing H), the wavenumber m of the first unstable mode increases while the threshold value h/H decreases. This is in agreement with the physical intuition that slender bodies are more unstable than stubby objects. In addition, it is found that the swelling ring bifurcates at smaller threshold than the growing ring. The physical mechanism responsible for this effect will be explained below. For further comparison with known limiting cases, it is convenient to introduce the wavelength λ rather than the wavenumber m . It worth mentioning here that, in opposition with a planar geometry, there is an ambiguity in the definition of the wavelength λ that can be defined either at the inner or outer boundary. To avoid the geometric distortion induced by the dilatation of the ring (which affect the value of the threshold radius b), we shall use the inner wavelength $\lambda = 2\pi/m$ in the following. While this effect should be negligible for thin rings, it would strongly affect thick rings. The next step in the analysis of

the problem at hand is to identify the most unstable mode as a function of the elasticity ratio μ_I/μ_{II} . The quantity λ/H is plotted in figure 8. Note that we have chosen λ to be a continuous parameter belonging to the interval $]0, \infty[$ for the sake of clarity.

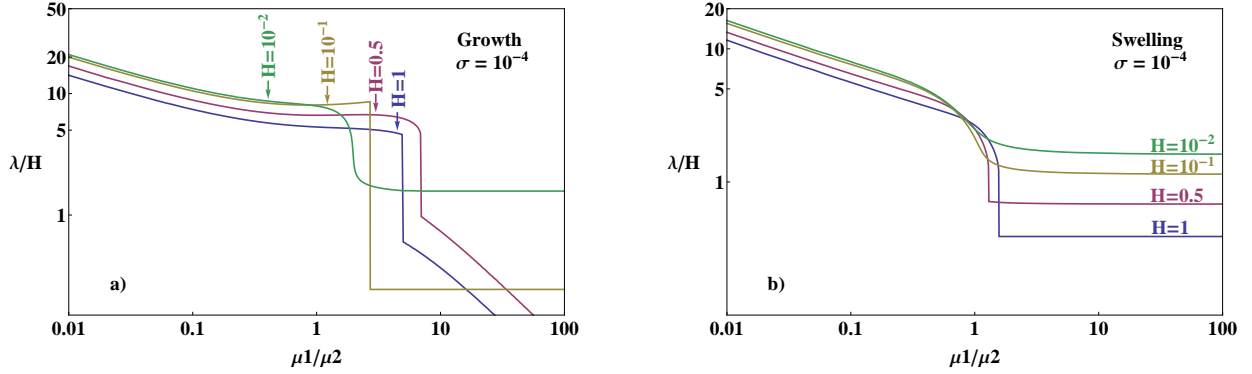


Figure 8: Selected wavelength at threshold as a function of the elasticity ratio μ_I/μ_{II} for: a) biological growth and b) swelling. The surface tension is $\sigma = 10^{-4}$ and three different values of the initial thickness H are used: 10^{-2} , 10^{-1} , 0.5 and 1.

On those curves, we see the existence of distinct regimes. In a first time, let us discuss the limit of thin rings, when the thickness H is much smaller than the radius of curvature (*i.e.* $H \ll 1$).

5.1. Thin rings limit

This limiting case is of interest for several reasons. First, further theoretical work can be done using singular perturbation techniques in order to validate numerical calculations. It provides an exact analytical expression for a planar sheet on an infinite substrate ($H \rightarrow 0$). Second, using the fixed-volume growth model, in a planar geometry, the problem of a growing layer bound to an infinite substrate has been explored theoretically in two limits: a thin sheet on a very soft substrate and a sheet bound to an infinitely hard substrate (in which case the thickness of the growing layer becomes irrelevant from the point of view of a purely elastic equilibrium).

In the case of a very soft substrate, theoretical analysis based on thin plate approximation predicts the emergence of sinusoidal buckles above some threshold in compression (Audoly & Boudaoud, 2008; Cerda & Mahadevan, 2003). The case of an infinitely hard substrate has received much attention and numerous papers have been devoted to this subject (Hwa & Kardar, 1988; Onuki, 1989; Sekimoto & Kawasaki, 1988). In particular, the linear stability analysis of a growing hyperelastic layer on a rigid substrate with a prescribed volumetric strain yields the puzzling result that the wavelength of the instability is zero at threshold. This result is to be compared to the compression of an elastic half-space for which the same result holds. Biot's interpretation of this rather peculiar feature is that the wavelength of the instability is selected by other effects such as material inhomogeneities (Biot, 1963). However, it has been found recently that several small-

scale effects (such as the presence of a diffusive layer or surface tension) can regularize the selection of the wavelength which then scales as the thickness of the growing layer corrected by a logarithmic factor involving the small length-scale (Ben Amar & Ciarletta, 2010). Interestingly those two limiting case have also been explored experimentally using hydrogels (Sultan & Boudaoud, 2008; Trujillo et al., 2008). However, those theoretical predictions are only in semi-qualitative agreement with experimental observations on hydrogels and discrepancies persist, such as the threshold in volume variation that does not correspond with the prediction from the fixed-volume theory. In addition, the buckles are not true sinusoidal structures but rather exhibit some degree of asymmetry. In the following we show that those discrepancies can be ascribed to: (i) the difference between growth and swelling for the threshold and (ii) the limitations of the thin plate/substrate model for the asymmetry of the buckles.

The curves for $H = 10^{-2}$ are plotted in the figure 9 together with the results from the thin shell analysis. For $H \rightarrow 0$, the quantity λ/H tends to a finite value, therefore identifying H as the relevant lengthscale in this case.

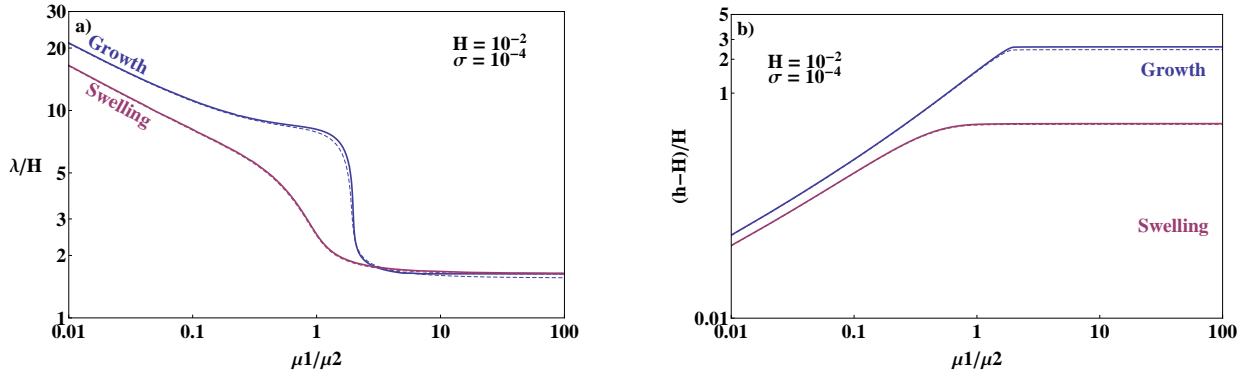


Figure 9: a) Selected wavelength and, b) threshold thickness as a function of the elasticity ratio μ_I/μ_{II} in the thin rings limit. The results for $H = 10^{-2}$ (solid curves) for growth and swelling are given together with the asymptotic analysis $H \rightarrow 0$ (dotted curves). Again, the surface tension is taken to be $\sigma = 10^{-4}$. Globally the wavelength and threshold of the instability predicted by the poroelastic model are smaller than their counterpart given by the prescribed volume model. As a consequence, the agreement between the thin ring limit ($H \rightarrow 0$) and the result for a small but finite thickness (here $H = 10^{-2}$) is better for swelling (since the disc is thinner at threshold).

In both the swelling and growth case, when the core is soft ($\mu_I/\mu_{II} < 0.1$) a large wavelength ($\lambda/H \gg 1$) instability appears. The selected wavelength results from a competition between the elasticity of the ring, that favors large wavelengths and the elasticity of the substrate that tends to shorten this wavelength. Figure 9 suggests that a power-law relation exists between the reduced wavelength λ/H and the elastic ratio μ_I/μ_{II} . Indeed, a thin ring analysis (*i.e* when $H \rightarrow 0$, see appendix) yields the following relations:

$$\text{For } \frac{\mu_I}{\mu_{II}} \ll 1, \quad \frac{\lambda_{growth}}{H} = \frac{2\pi}{3^{1/3}} \left(\frac{\mu_I}{\mu_{II}} \right)^{-\frac{1}{3}} \quad \text{and} \quad \frac{h_{growth}}{H} = 1 + \frac{3^{2/3}}{10} \left(\frac{\mu_I}{\mu_{II}} \right)^{\frac{2}{3}}, \quad (102)$$

$$\text{For } \frac{\mu_I}{\mu_{II}} \ll 1, \quad \frac{\lambda_{swell}}{H} = \frac{2\pi}{6^{1/3}} \left(\frac{\mu_I}{\mu_{II}} \right)^{-\frac{1}{3}} \quad \text{and} \quad \frac{h_{swell}}{H} = 1 + \frac{3^{2/3}}{2^{4/3}} \left(\frac{\mu_I}{\mu_{II}} \right)^{\frac{2}{3}}. \quad (103)$$

Here λ_{growth} (resp. λ_{swell}) and h_{growth} (resp. h_{swell}) are the threshold inner wavelength and thickness for growth (resp. swelling), respectively. The limiting case described by equation (102) is a known scaling law describing the growth of a thin layer on a compliant substrate (Audoly & Boudaoud, 2008). It was previously derived using a Foppl-von Kármán model (Landau & Lifchitz, 1990; Föppl, 1907; von Kármán, 1907) with a prescribed volumetric strain (Efrati et al., 2008; Dervaux et al., 2008). In the present derivation however, there is no need to invoke a membrane assumption as done in the derivation of the Foppl-von Kármán equations for thin plates. When the underlying mechanism of expansion is swelling, bifurcation occurs at smaller threshold. Since no gradient of concentration can occur in the limit $H \rightarrow 0$, this is due to the fact that swelling is energetically costly, in opposition with biological growth. The scaling laws (102) and (103) provide a good approximation until the stiffness of the inner core reaches roughly a tenth of that of the external ring. For elastic ratios greater than 0.1, those scaling laws start to deviate substantially from the numerical results. For example, experiments on the swelling of a layer of gel bound to a thick compliant substrate, conducted by Sultan and Boudaoud, yield a value $\lambda/H \sim 4.5 \pm 0.7$ (for an initial elastic ratio $\mu_I/\mu_{II} \sim 0.62$). As one can show on figure 9, this experimental value is far from that predicted by the fixed-volume model (in the limit $H \rightarrow 0$), as noted in their article (Sultan & Boudaoud, 2008). The agreement, however, is very good with the fixed-potential theory (in the same limit).

Further increase in the parameter μ_I/μ_{II} results in a transition towards a low-wavelength ($\lambda/H \sim 1$) instability. Indeed, when the compliance of the substrate is reduced, the wavelength decreases while the threshold thickness increases. When the penetration length of the instability becomes smaller than the current thickness of the ring, the disc and the ring uncouple. Consequently, the wavelength of the instability becomes independent of the elasticity ratio μ_I/μ_{II} . This *condensation phenomenon* is confirmed by plotting the relative components of the displacement field (since the absolute value is not given by a linear analysis). Figure 10 shows the relative amplitudes $u_{II}(1)/u_{II}(b)$, $v_{II}(1)/v_{II}(b)$, $v_{II}(b)/u_{II}(b)$ and $v_{II}(1)/u_{II}(1)$ as a function of the elasticity ratio.

In the region of parameters where $\mu_I/\mu_{II} < 0.1$ (i.e in the large wavelength regime), the ratio $u_{II}(1)/u_{II}(b)$ of the amplitudes at the inner and the outer boundary of the ring is of order 1, meaning that the interfaces stay parallel after the deformation. When the system enters the low-wavelength mode, this ratio goes to 0 and this is the signature of the localization process. In this case, the inner interface remains quite circular while the outer surface develops a periodic pattern. Another important question, highlighted in the introduction, concerns the shape of the perturbation, and, in particular, its degree of asymmetry. This information can be

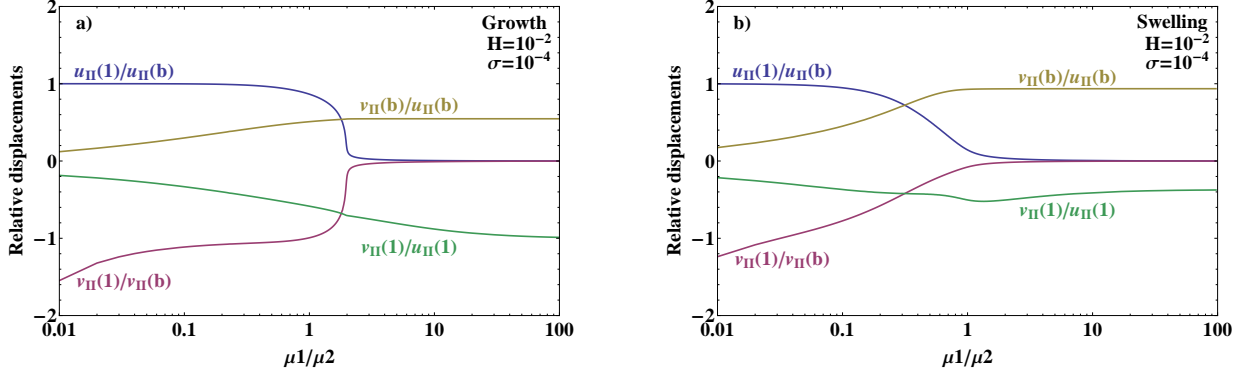


Figure 10: Relative amplitudes $u_{II}(1)/u_{II}(b)$, $v_{II}(1)/v_{II}(b)$, $v_{II}(b)/u_{II}(b)$ and $v_{II}(1)/u_{II}(1)$ as a function of the elasticity ratio μ_I/μ_{II} for: a) biological growth and b) the swelling process. The surface tension is $\sigma = 10^{-4}$ and the initial thickness H is 10^{-2} . The condensation is revealed by the curves $u_{II}(1)/u_{II}(b)$ and $v_{II}(1)/v_{II}(b)$ while $v_{II}(b)/u_{II}(b)$ and $v_{II}(1)/u_{II}(1)$ gives an indication on the degree of asymmetry of the solution.

extracted from the last curve on figure 10, representing $v_{II}(b)/u_{II}(b)$. When the elasticity ratio μ_I/μ_{II} goes to zero, this ratio also goes to zero, meaning that the outer interface (and, due to the previous remark, also the inner interface) is approximately a sinusoidal structure, which parametric Cartesian equation is given by:

$$x(\theta) = (b + \epsilon u_{II}(b) \cos(m\theta)) \cos(\theta), \quad y(\theta) = (b + \epsilon u_{II}(b) \cos(m\theta)) \sin(\theta). \quad (104)$$

However, note that, even when $\mu_I/\mu_{II} \sim 10^{-2}$, the quantity $v_{II}(b)/u_{II}(b)$ is roughly equal to 0.2. This means that the sinusoidal approximation (assumed in the Foppl-von Kármán model) is only achieved for extremely compliant substrate $\mu_I/\mu_{II} \ll 1$. This might explain the relatively important degree of asymmetry reported in (Sultan & Boudaoud, 2008) since their experiments were carried out with $\mu_I/\mu_{II} \sim 0.3$. On the other hand, in the low-wavelength mode, $v_{II}(b) \sim u_{II}(b)$ and the outer interface has approximately the shape of an *epitrochoid*, which (parametric Cartesian) equation is:

$$x(\theta) = b \cos(\theta) + \epsilon u_{II}(b) \cos((m+1)\theta), \quad y(\theta) = b \sin(\theta) + \epsilon u_{II}(b) \sin((m+1)\theta). \quad (105)$$

Both states are represented in figure 11, together with the stresses and displacements induced by the perturbation.

Introducing the parameter $d = \frac{\sigma}{\mu_{II}H}$, we find that, in the limit of vanishing thickness, hard core and small d , the wavelengths at threshold are given by the following formulas:

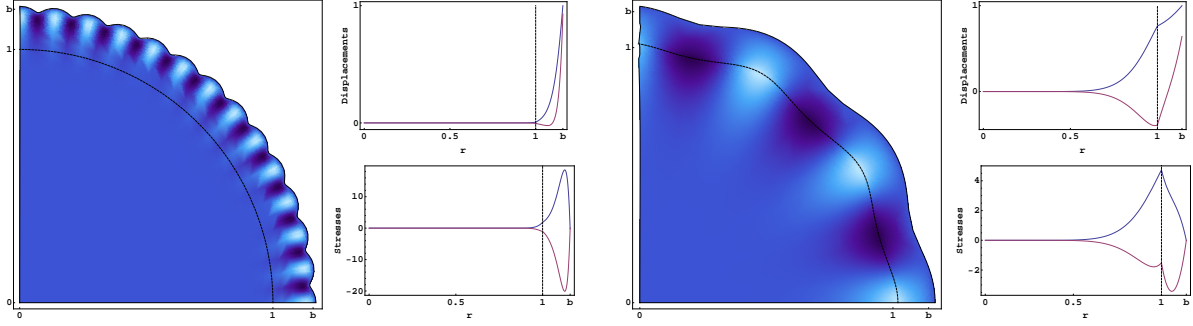


Figure 11: Shape of the instability induced by the swelling process. The initial thickness is $H = 10^{-2}$, the surface tension is $\sigma = 10^{-4}$ and the amplitude of the deformation is arbitrary. a): the elasticity ratio is $\mu_I/\mu_{II} = 5$ and the figure clearly illustrate both the localization at the outer boundary as well as the cusp-like structure. b): the elasticity ratio is $\mu_I/\mu_{II} = 0.2$ and the deformation is spatially extended, in both the ring and the disc. The color scale represents the magnitude of the radial stress $S_{0RR}^{(1)}$ induced by the perturbation.

$$\text{For } \frac{\mu_I}{\mu_{II}} \gg 1, \quad \frac{\lambda_{growth}}{H} = 4\pi / \log \left[\frac{32.246}{d} \right] \quad \text{and} \quad \frac{h_{growth}}{H} = 3.383 + 0.569d \log \left(\frac{32.246}{d} \right), \quad (106)$$

$$\text{For } \frac{\mu_I}{\mu_{II}} \gg 1, \quad \frac{\lambda_{swell}}{H} = 4\pi / \log \left[\frac{44.953}{d} \right] \quad \text{and} \quad \frac{h_{swell}}{H} = 1.508 + 0.446d \log \left(\frac{44.953}{d} \right). \quad (107)$$

Whatever the underlying mechanism for the process of volume variation, the wavelength of the instability is of order of the thickness while the small surface tension enters as a logarithmic correction. In absence of surface tension, the wavelength of the instability goes to zero for hard enough substrate (roughly $\mu_I/\mu_{II} \sim 1$), a theoretical phenomenon termed *surface instability* that describe a collapse of the wavelength at finite compression (Biot, 1963). This idealized situation is, however, unphysical. Indeed, microscopic effects come into play and regularize this divergence. Concerning the threshold thickness, note that swelling gels become unstable when the thickness reaches 1.5 times the initial thickness, in agreement with experimental observation (Trujillo et al., 2008) while biological sample must reach roughly three times the initial thickness before developing a periodic patterns.

To conclude this section devoted to thin rings, let us stress that, despite small discrepancies between the two models, geometric effects dominate and the underlying mechanism of volume variation does not qualitatively affect the instability patterns. For thicker rings, however, it turns out that this is not true and the two models predicts rather distinct features.

5.2. Thick rings limit

When a volumetric strain is prescribed, in opposition with the previous case, the compression near the core increases drastically faster than the compression at the outer boundary. For compliant substrate, the

threshold is low and the compression is uniform throughout the thickness. Consequently, large wavelength buckles are formed. For harder substrate, compressive stress are much stronger in the vicinity of the constraint than at the free boundary. Consequently, the system enters in a regime where the deformation is localized at the inner boundary.

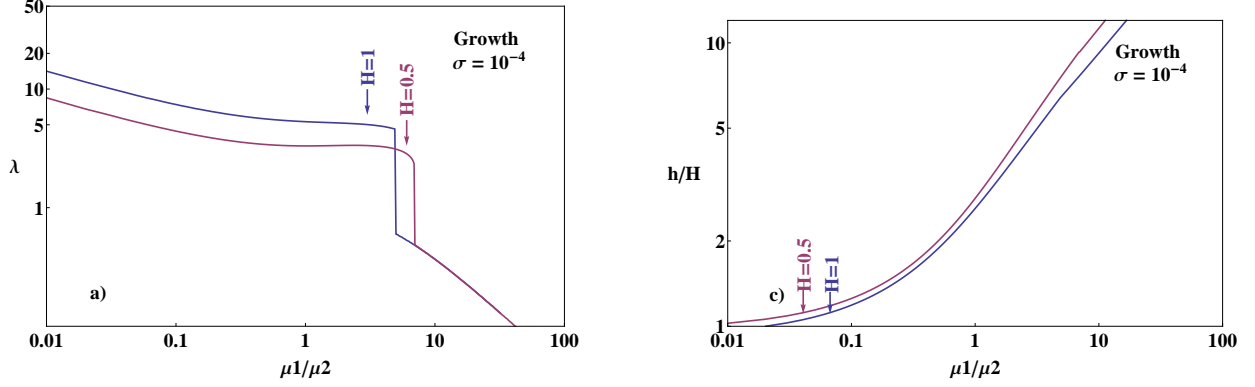


Figure 12: a) Selected wavelength λ and, b) threshold thickness h/H as a function of the elasticity ratio μ_I/μ_{II} for thick rings. The results for $H = 0.5$ and $H = 1$ are given for the growth process. Again, the surface tension is taken to be $\sigma = 10^{-4}$. The threshold thickness dramatically increases with μ_I/μ_{II} .

By opposition with *free creases* occurring at the free boundary, we shall term this structure *bound creases*. The wavelength λ associated with those bound creases is independent of the thickness H , indicating that the radius of the inner disc is the relevant lengthscale in this regime. Indeed, at threshold, the current thickness h in this state is much larger than the radius of the disc A , as can be seen on figure 12-b. Consequently, the disc can be considered as an elastic inclusion immersed in an infinite matrix under tension. This physical situation is reminiscent of the phenomenon of stress concentration around a hole. When an infinite plate containing a hole is subjected to tension, stresses build up near the hole, eventually inducing buckling. In contrast with the surface instability mentioned in the previous subsection, the wavelength of bound creases diverge at infinite tension only, and is thus physically acceptable. Those two behaviors can be seen on figure 12.

In the case of swelling, the system has an additional degree of freedom. It can adjust the swelling field to minimize its overall energy. As stresses build up near the core, the swelling process becomes saturated and stresses cannot exceed a critical value. This modulation of the dilatation field by stresses prevents the formation of bounded creases. Instead, the gradient of swelling tends to homogenize the compression throughout the thickness. Consequently, bound states are not allowed and, rather, free creases occur for stiff enough substrate. This is illustrated in figure 14.

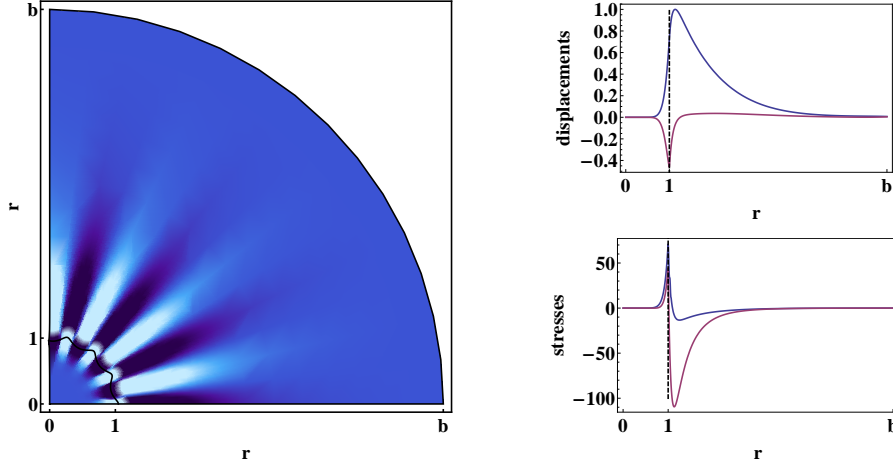


Figure 13: Shape of the instability induced by the growth process in the limit of thick ring and stiff core. The initial thickness is $H = 0.5$, the surface tension is $\sigma = 10^{-4}$ and the amplitude of the deformation is arbitrary. a): the elasticity ratio is $\mu_I/\mu_{II} = 5$ and the figure clearly illustrate both the localization at the outer boundary as well as the cusp-like structure. b): the elasticity ratio is $\mu_I/\mu_{II} = 0.2$ and the deformation is spatially extended, in both the ring and the disc. The color scale represents the magnitude of the radial stress $S_{0RR}^{(1)}$ induced by the perturbation

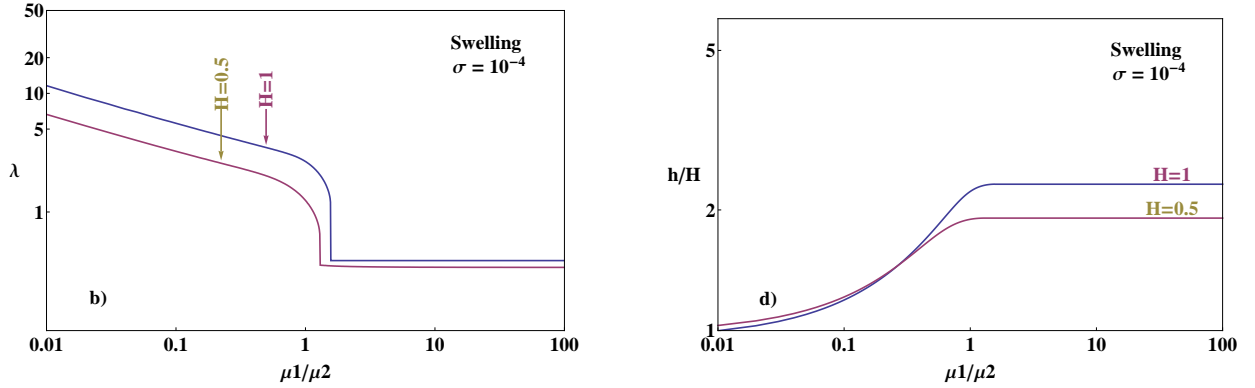


Figure 14: a) Selected wavelength λ and b) threshold thickness h/H as a function of the elasticity ratio μ_I/μ_{II} for thick rings. The results for $H = 0.5$, $H = 1$ and $H = 2$ are given for the swelling process. Again, the surface tension is taken to be $\sigma = 10^{-4}$. When the elasticity ratio μ_I/μ_{II} increases, the instability bifurcates from buckles to free creases.

6. Conclusion

Motivated by several experiments that use hydrogels as substitutes for growing soft biological tissues, we have compared two different theories describing the reorganisation of mass in both biological samples and highly hydrated polymeric gels. Biological growth is described in the framework of Rodriguez et al. (1994) while the nonlinear poroelastic theory introduced by Hong et al. (2008) is used to describe the

swelling of hydrogels. For the purpose of illustration, we have focused on a clinically-motivated example of growth: the avascular development of thin solid tumors such as melanoma. Whatever the microscopic features of the underlying volume-variation process, we have demonstrated that the layered structure of melanoma, a necrotic core surrounded by a ring of highly proliferative cells, is a mechanically unstable situation and eventually leads to a shape-bifurcation. This transition is medically relevant as it occurs concomitantly with the evolution towards the vascular stage of the tumor and is therefore commonly used in visual diagnosis. Although many physico-chemical processes are involved in this transition (Ciarletta et al., 2010), the present work suggests that they should be coupled with mechanical effects in order to describe accurately the evolution of solid tumors. Besides its implications on the development of melanoma, we have derived important results concerning the growth of layered tissues. Using numerical and analytical methods, we have unraveled a rather complex transition in the instability pattern, characterized by a condensation from a large wavelength buckling mode toward a low wavelength, highly singular, creasing mode. In addition, we have shown that the microscopic specificity of swelling could explain recent observations in hydrogels, in particular by accurately predicting the threshold for the formation of creases. The distinct microscopic features between growth and swelling induces quantitative as well as qualitative differences in the accessible modes of deformation. We have highlighted that the interplay between stresses and the swelling process was mainly responsible for those dissimilarities, and this should open new avenues of reflexion for the description of stress-modulated growth.

7. Acknowledgment

The authors would like to thank Yves Couder and Marie-Alice Guedeau-Boudeville for helpful discussions on experimental issues and Arezki Boudaoud for providing to us their experimental results (Sultan & Boudaoud, 2008).

Appendix A. Boundary layer analysis for thin rings

Here we establish analytical expressions for the wavelength at threshold in the case where the growing ring is very thin. A boundary-layer analysis is well suited to describe this limiting case (Coman & Destrade, 2008). Let us mention that calculations in this section are done mostly with the help of a symbolic calculator and start with the growing case:

Appendix A.1. Growth

Recall that the solution of equation (82) is:

$$u_{II} = C_1 f_1 + C_2 f_2 + C_3 f_3 + C_4 f_4, \quad (\text{A.1})$$

Let us introduce the stretched variable $\rho = \mathcal{O}(1)$ such that $R = 1 + H\rho$ and write:

$$f_i(\rho) = f_i^0(\rho) + Hf_i^1(\rho) + \mathcal{O}(H^2) \quad (\text{A.2})$$

Motivated by the numerical results, let us introduce the quantities n and d defined by:

$$m = \frac{n}{H} \quad \text{and} \quad d = \frac{\sigma}{\mu_{II}H} \quad (\text{A.3})$$

Insertion of (A.2) and (A.3) into (82) yields a hierarchy of differential equations that can be written formally as:

$$\mathcal{R}_g[f_i^k] = \sum_{\alpha=0}^{k-1} \sum_{\beta=0}^4 \mathcal{Q}_{\alpha\beta}^k \frac{d^\beta f_i^\alpha}{d\rho^\beta} \quad (\text{A.4})$$

where the boundary layer operator \mathcal{R}_g for growth is given by:

$$\mathcal{R}_g = n^4 - n^2(1 + \gamma^4) \frac{d^2}{d\rho^2} + \gamma^4 \frac{d^4}{d\rho^4} \quad (\text{A.5})$$

while $\mathcal{Q}_{\alpha\beta}^0 = 0$ and the expressions for $\mathcal{Q}_{\alpha\beta}^1$ are:

$$\mathcal{Q}_{00}^1 = -\frac{2n^4}{\gamma^2} (1 + 2\gamma^2) \rho, \quad \mathcal{Q}_{01}^1 = -\frac{n^2}{\gamma^2} (2 - 3\gamma^2 - 2\gamma^4 + \gamma^6) \quad (\text{A.6})$$

$$\mathcal{Q}_{02}^1 = \frac{2n^2}{\gamma^2} (1 + \gamma^2)^3 \rho, \quad \mathcal{Q}_{03}^1 = -2\gamma^2 (2 + \gamma^2) \quad \text{and} \quad \mathcal{Q}^1 = 2\gamma^2 (3 + 2\gamma^2) \rho \quad (\text{A.7})$$

The solutions for the f_i^0 's are found to be:

$$f_1^0 = e^{-\frac{n\rho}{\gamma^2}}, \quad f_2^0 = e^{\frac{n\rho}{\gamma^2}}, \quad f_3^0 = e^{n\rho} \quad \text{and} \quad f_4^0 = e^{-n\rho}. \quad (\text{A.8})$$

while the first order corrections f_i^1 's are:

$$\begin{aligned} f_1^1 &= \left(\frac{1 - \gamma^2}{n(1 + \gamma^2)^2} + \frac{2\rho}{\gamma^2 + \gamma^4} + \frac{n(2 - \gamma^2)\rho^2}{2\gamma^4} \right) f_1^0, & f_2^1 &= \left(\frac{\gamma^2 - 1}{n(1 + \gamma^2)^2} + \frac{2\rho}{\gamma^2 + \gamma^4} + \frac{n(\gamma^2 - 1)\rho^2}{2\gamma^4} \right) f_2^0, \\ f_3^1 &= \left(\frac{-1 - \gamma^2 + 3\gamma^4 - \gamma^6}{2n(\gamma + \gamma^3)^2} + \frac{(1 + \gamma^4)\rho}{\gamma^2(1 + \gamma^2)} - \frac{n\rho^2}{2} \right) f_1^0, & f_4^1 &= \left(\frac{1 + \gamma^2 - 3\gamma^4 + \gamma^6}{2n(\gamma + \gamma^3)^2} + \frac{(1 + \gamma^4)\rho}{\gamma^2(1 + \gamma^2)} + \frac{n\rho^2}{2} \right) f_4^0. \end{aligned}$$

Inserting those expressions in the determinantal equation $\mathcal{G}(n, H, \frac{\mu_I}{\mu_{II}}, \gamma, d) = 0$ and expanding in powers of H yields:

$$\mathcal{G}\left(n, H, \frac{\mu_I}{\mu_{II}}, \gamma, d\right) = \mathcal{G}^0\left(n, \frac{\mu_I}{\mu_{II}}, \gamma, d\right) + H\mathcal{G}^1\left(n, \frac{\mu_I}{\mu_{II}}, \gamma, d\right) + \mathcal{O}(H^2) \quad (\text{A.9})$$

Here we only record the expression for $\mathcal{G}^0\left(n, \frac{\mu_I}{\mu_{II}}, \gamma, d\right)$:

$$\mathcal{G}^0 = \alpha(J) \cosh(n - Jn) - \alpha(-J) \cosh(n + Jn) + \beta(J) \sinh(n - Jn) - \beta(-J) \sinh(n + Jn) + \delta(J) \quad (\text{A.10})$$

with

$$\alpha(J) = -\frac{(1+J^2)}{2} \left((1+J(J(3+J)-1)) \left(1+J \left(J(3+J)-1-4\left(\frac{\mu_I}{\mu_{II}}\right)^2 \right) \right) \right) \quad (\text{A.11})$$

$$+ 2nJ(J-1)^3 d \frac{\mu_I}{\mu_{II}}, \quad (\text{A.12})$$

$$\beta(J) = -\frac{1}{2} \left(2(J^2-1)^2 (1+J(J(J+3)-1)) \frac{\mu_I}{\mu_{II}} + (J-1)J(J+1)^2 n \right) \quad (\text{A.13})$$

$$\left(1-J \left(1-J(J+3)+4\left(\frac{\mu_I}{\mu_{II}}\right)^2 \right) \right) d \right), \quad (\text{A.14})$$

$$\delta(J) = 8J^3(J^2+1) \left(J^2+1-2\left(\frac{\mu_I}{\mu_{II}}\right)^2 \right), \quad (\text{A.15})$$

$$J = \gamma^2. \quad (\text{A.16})$$

At zero-th order, the equations $\mathcal{G}^0 = 0$, together with $\frac{\partial \mathcal{G}^0}{\partial n} = 0$ gives the threshold volume γ and reduced wavelength λ/H in the limit $H \rightarrow 0$, as a function of the stiffness ratio. Further theoretical progress can be made for hard ring and soft core ($\mu_I/\mu_{II} \ll 1$). If we look at solutions of $\mathcal{G}^0 = 0$ and $\frac{\partial \mathcal{G}^0}{\partial n} = 0$ in the form:

$$\gamma = 1 + A \left(\frac{\mu_I}{\mu_{II}} \right)^\alpha \quad \text{and} \quad n = B \left(\frac{\mu_I}{\mu_{II}} \right)^\beta. \quad (\text{A.17})$$

Those expression are inserted in (A.10) which is expanded in powers of μ_I/μ_{II} . At first order in μ_I/μ_{II} , that $\beta = 2\alpha = 2/3$, as well as $A = 3^{2/3}/20$ and $B = 3^{1/3}$. Hence the following results for the threshold and wavelength:

$$\gamma = 1 + \frac{3^{2/3}}{20} \left(\frac{\mu_I}{\mu_{II}} \right)^{\frac{2}{3}} \quad \text{and} \quad \frac{\lambda}{H} = \frac{2\pi}{3^{1/3}} \left(\frac{\mu_I}{\mu_{II}} \right)^{-\frac{1}{3}}. \quad (\text{A.18})$$

Conversly, in the limit of soft ring and hard core ($\mu_I/\mu_{II} \gg 1$), we recover formula (106).

Appendix A.2. Swelling

A similar calculation yields the following expression for \mathcal{S}^0

$$\mathcal{S}^0 = \epsilon(L) \cosh(n - Ln) - \epsilon(-L) \cosh(n + Ln) + \zeta(L) \sinh(n - Ln) - \zeta(-L) \sinh(n + Ln) + \eta(L) \quad (\text{A.19})$$

with

$$\epsilon(L) = 2(L^5 - 2L^3 - 1)^2 + (L - 1)^3 L(L + 1)^2 (L^2 - 2)^2 nd \frac{\mu_I}{\mu_{II}} \quad (\text{A.20})$$

$$+ 2(L - 2)L(L + 1)^2 (L^2 - 2)(-1 + (L - 1)^2 L(L + 1)) \left(\frac{\mu_I}{\mu_{II}}\right)^2 \quad (\text{A.21})$$

$$\zeta(L) = (L - 1)(L + 1)^2 (L^2 - 2) \left(2 \frac{\mu_I}{\mu_{II}} + L \left(2(L^4 - 2L^3 + 2L - 2) \frac{\mu_I}{\mu_{II}} \right. \right. \quad (\text{A.22})$$

$$\left. \left. + nd \left(-1 + (L - 1)^2 L(L + 1) + (L - 2)L(L^2 - 2) \left(\frac{\mu_I}{\mu_{II}}\right)^2 \right) \right) \right) \quad (\text{A.23})$$

$$\eta(L) = 8L^3 (L^2 - 2) \left(1 + (L^2 - 2) \left(\frac{\mu_I}{\mu_{II}}\right)^2 \right) \quad (\text{A.24})$$

$$L = \sqrt{1 + \frac{\mu}{\sqrt{4 + \mu^2}}} \quad (\text{A.25})$$

From this equation, following the same derivation than previously, one can recover the limiting cases (103) and (107).

References

- Ashe, H.L., Briscoe, J., 2006. The interpretation of morphogen gradients. *Development* 133 (3), 385-394.
- Audoly, B., Boudaoud, A., 2008. Buckling of a stiff film bound to a compliant substrate Part I: Formulation, linear stability of cylindrical patterns, secondary bifurcations. *J. Mech. Phys. Solids* 56, 2444-2458.
- Ben Amar, M., Goriely, A., 2005. Growth and instability in elastic tissues. *J. Mech. Phys. Solids* 53, 2284-2319.
- Ben Amar, M. and Ciarletta, P., 2010. Swelling instability of surface-attached gels as a model for soft tissue growth under geometric constraints. *J. Mech. Phys. Solids* 58, 935-954.
- Biot, M.A., 1963. Surface instability of rubber in compression. *Appl. Sci. Research* 12 A, 168-182.
- Byrne, H.M., Preziosi, L., 2003. Modelling solid tumour growth using the theory of mixtures. *IMA J. Math. Appl. Med. Biol.* 20, 341-366.
- Cerda, E., Mahadevan, L., 2003. Geometry and physics of wrinkling. *Phys. Rev. Lett.* 90, 074302.
- Ciarletta, P., Foret, L., Ben Amar, M., 2010. The radial growth phase of malignant melanoma : multiphase modeling, numerical simulations and linear stability analysis. *J. R. Soc. Interface. in press*.
- Coen, E., Rolland-Lagan, A.G., Matthews, M., Bangham, J. A., Prusinkiewicz, P., 2004. The Genetics of Geometry. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 101, 4728-4735.
- Coman, C.D., Destrade, M., 2008. Asymptotic results for bifurcations in pure bending of rubber blocks. *Q. J. Mech. Appl. Math.* 61, 395-414.
- Cowin, S.C., Hegedus, D.H., 1976. Bone remodeling I: A theory of adaptive elasticity. *J. Elasticity* 6, 313-325.
- Cowin, S.C., 1983. The mechanical and stress adaptive properties of bone. *Ann. biomech. Engng.* 11, 263-295.
- Cruywagen, G.C., Maini, P.K., Murray, J.D., 1992. Sequential pattern formation in a model for skin morphogenesis. *IMA J. Math. Appl. Med. Biol.* 9, 227-248.
- Dervaux, J., Ben Amar, M., 2008. Morphogenesis of growing soft tissues. *Phys. Rev. Lett.* 101, 068101.
- Dervaux, J., Ciarletta, P., Ben Amar, M., 2008. Morphogenesis of thin hyperelastic plates: A constitutive theory of biological growth in the Föppl von Kármán limit. *J. Mech. Phys. Solids* 57, 458-471.

- Dervaux, J. and Ben Amar, M., 2010. Localized growth of layered tissues. *IMA J. Appl. Math.* *in press*.
- Dumais, J., 2007. Can mechanics control pattern formation in plants? *Curr. Opin. plant. biol.* 10, 58-62.
- Efimenko, K., Rackaitis, M., Manias, E., Mahadevan, L., Vaziri, A., 2005. Nested Self-Similar Wrinkling Patterns in Skins. *Nat. Mater.* 4 (4), 293-297.
- Efrati, E., Sharon, E., Kupferman, R., 2008. Elastic theory of unconstrained non-euclidian plates. *J. Mech. Phys. Solids* 57, 762-775.
- Föppl, A., 1907. *Vorlesungen über technische Mechanik*, Leipzig.
- Fung, Y.C., 1990. *Biomechanics: motion, flow, stress, and growth*. Springer, New York.
- Fung, Y.C., 1993. *Biomechanics: material properties of living tissues*. Springer, New York.
- Göktepe S, Abilez O.J., Kuhl E., 2010. A generic approach towards finite growth with examples of athlete's heart, cardiac dilation, and cardiac wall thickening. *J. Mech. Phys. Solids*, *in press*.
- Goriely, A., Ben Amar, M., 2005. Differential growth and instability in elastic shells. *Phys. Rev. Lett.* 94, 198103-198107.
- Goriely, A., Destrode, M., Ben Amar, M., 2006. Instabilities in elastomers and in soft tissues. *Quart. Journ. mech. and appl. math.* 59, 615-630.
- Goriely, A., Ben Amar, M., 2007. On the definition and modeling of incremental, cumulative and continuous growth laws in morphoelasticity. *Biomech. Model in mechanobiology* 6, 289-296.
- Green, P.B., 1996. Transductions to Generate Plant Form and Pattern: An Essay on Cause and Effect. *Annals of Botany* 78, 269-281.
- Hong, W., Zhao, X., Zhou, J., Suo, Z., 2008. A theory of coupled diffusion and large deformation in polymeric gels. *J. Mech. Phys. Solids.* 56, 1779-1793.
- Hong, W., Liu, Z., Suo, Z., 2009. Inhomogeneous swelling of a gel in equilibrium with a solvent and mechanical load. *Int. J. Solids Struct.* 46, 3282-3289.
- Hsu, F.H., 1968. The influences of mechanical loads on the form of a growing elastic body. *J. Biomech.* 1, 303-311.
- Huck, W.T.S., Bowden, N., Onck, P., Pardoën, T., Hutchinson, J.W., Whitesides, G.M., 2000. Ordering of Spontaneously Formed Buckles on Planar Surfaces. *Langmuir* 16, 3497-3501.
- Hwa, T., Kardar, M., 1988. Evolution of surface patterns on swelling gels. *Phys. Rev. Lett.* 61, 106-109.
- Kirker, K.R., Luo, Y., Nielson, J.H., Shelby, J., Prestwich, G.D., 2002. Glycosaminoglycan hydrogel films as bio-interactive dressings for wound healing. *Biomaterials* 23, 3661-3671.
- Kücken, M., Newell, A.C., 2004. A model for fingerprint formation, *Europhys. Lett.* 68, 141146.
- Landau, L., Lifchitz, E., 1990. *Théorie de l'élasticité*, Mir, Moscow.
- Lee, K.Y., Mooney, D.J., 2001. Hydrogels for Tissue Engineering. *Chem. Rev.* 101, 7 1869-1879.
- Lubarda, V.A., 2004. Constitutive Theories Based on the Multiplicative Decomposition of Deformation Gradient: Thermoelasticity, Elastoplasticity and Biomechanics. *Appl. Mech. Rev.* 57, 95-108.
- Ogden, R.W., 1997. *Non-linear elastic deformations*, Dover, New York.
- Onuki, A., 1989. Theory of pattern formation in gels: Surface folding in highly compressible elastic bodies. *Phys. Rev. A* 39, 5932-5948.
- Qiu, Y., Park, K., 2001. Environment-sensitive hydrogels for drug delivery. *Adv. Drug Deliv. Rev.* 53, 321-339.
- Richman, D.P., Stewart, R.M., Hutchinson, J.W., Caviness, V.S.Jr., 1975. Mechanical model of brain convolutional development. *Science* 189, 1821.
- Rodriguez, A.K., Hoger, A., McCulloch, A., 1994. Stress-dependent finite growth in soft elastic tissue. *J. Biomech.* 27, 455-467.
- Rogulja, D., Irvine, K.D., 2005. Regulation of cell proliferation by a morphogen gradient. *Cell* 123, 449-461.
- Rolland-Lagan, A.G., Bangham, J.A., Coen, E., 2003. Growth dynamics underlying petal shape and asymmetry. *Nature* 422, 161-163.

- Sbarbati, R., 1982. Morphogenesis of the intestinal villi of the mouse embryo: chance and spatial necessity. *J. Anat.* 135, 477-499.
- Sekimoto, K., Kawasaki, K., 1988. Nonlinear elastic network model of swelling gels. *J. Phys. Soc. Jpn* 57, 2594-2597.
- Serikawa, K.A., Mandoli, D.F., 1998. An analysis of morphogenesis of the reproductive whorl of *Acetabularia acetabulum*. *Planta* 207, 96-104.
- Skalak, R., Tozeren, R.P. Zarda, Chien, S., 1973. Strain energy function of red blood cell membranes. *Biophys. J.* 13, 245-264.
- Skalak, R., Zargaryan, S., Jain, R. K., Netti, P. A., Hoger, A., 1996. Compatibility and the Genesis of Residual Stress by Volumetric Growth. *J. Math. Biol.* 34, 889-914.
- Struhl, G., Struhl, K., Macdonald, P. M., 1989. The gradient morphogen bicoid is a concentration-dependent transcriptional activator. *Cell* 57, 1259-1273.
- Sultan, E., Boudaoud, A., 2008. The buckling of a swollen thin gel layer bound to a compliant substrate. *J. Appl. Mech.* 75, 051002.
- Taber, L.A., Hu, N., Pexieder, T., Clark, E.B., Keller, B.B., 1993. Residual strain in the ventricle of the stage 16-24 chick embryo. *Circ Res* 72, 455-462.
- Taber, L.A., 1995. Biomechanics of growth, remodeling and morphogenesis. *Appl. Mech. Rev.* 48, 487-545.
- Taber, L.A., 1998. Biomechanical growth laws for muscle tissue. *J. Theor. Biol.* 193, 201-213.
- Thompson, D.W., 1992. On growth and form: The complete revised edition. Dover, New York.
- Trujillo, V., Kim, J., Hayward, R.C., 2008. Creasing instability of surface attached hydrogels. *Soft Matter* 4, 564-569.
- von Kármán, T., 1907. *Enzyklopädie der mathematischen Wissenschaften, Forschungsarbeiten*, Berlin.
- Wolpert, L., 1996. One hundred years of positional information. *Trends Genet.* 12, 359-364.

LISTE DES FIGURES

1.1	Schéma simplifié de la structure d'une cellule animale.	4
1.2	Exemples de structure de tissus animaux	5
1.3	Schéma simplifié de la structure d'une cellule végétale.	6
1.4	Exemples de coupe histologique de tissus végétaux.	7
1.5	Distribution de la protéine Bcd et expression des gènes <i>Orthodenticle</i> et <i>Hunchbach</i> dans l'embryon de la drosophile.	9
1.6	Rôle de l'apoptose dans le développement des doigts chez l'être humain.	10
1.7	Influence des contraintes mécaniques sur l'expression du gène <i>Twist</i> dans l'embryon de la drosophile	11
1.8	Images en microscopie électronique illustrant la transition épithélio-mésenchymateuse.	12
1.9	Schéma illustrant la ségrégation de cellules issues de neurulas d'amphibiens. . .	13
1.10	Organisation cellulaire dans l'épithélium de la rétine de <i>Drosophila melanogaster</i> .	14
1.11	Analogie entre la division cellulaire végétale et l'agencement de bulles de savon	15
1.12	Représentation schématique du développement du verticille de l' <i>Acetabularia</i> . .	18
1.13	Structure fractale formée par une colonie de bactéries <i>Bacillus subtilis</i>	19
1.14	Relations typiques force-étirement de divers matériaux	20
1.15	Représentation schématique de la décomposition de Kröner-Lee.	25
1.16	Illustration schématique des différentes mesures du champ de contraintes. . . .	30
2.1	Comparaison du type sauvage et du mutant <i>CIN</i> de la fleur du mufler.	37
2.2	Influence du gène <i>CIN</i> sur la courbure des feuilles du mufler.	38
2.3	Influence d'un gémiovirus sur la forme des feuilles d'un plant de tomate. . . .	39
2.4	Déformation d'un disque d'hydrogel gonflant différemment	40
2.5	Effondrement d'une coque colloïdale.	41
2.6	Schéma illustrant les notations pour la déformation d'une plaque mince.	43
2.7	Croissance anisotrope d'une cellule végétale.	55
2.8	Plans de division cellulaire et alignement des microtubules marqués par fluorescence verte.	55
2.9	Croissance anisotrope d'une cellule végétale.	56
2.10	Structures auto-similaires à la frontière d'un objet mince.	57
2.11	Croissance hétérogène d'une plaque mince et comparaison avec une feuille de papier gondolé.	59
2.12	Représentation des états virtuels définis par le tenseur de croissance.	60

2.13	Morphologie d'un verticille reproducteur défectueux.	62
2.14	Evolution morphologique du verticille reproducteur de l' <i>acetabularia acetabulum</i>	63
2.15	Etat virtuel présentant une forme de pacman	64
2.16	Solutions coniques à larges déformations	66
3.1	Ondulation d'un brin d'herbe	70
3.2	Structures végétales et artificielles confinées.	72
3.3	Coupe d'un cerveau humain, illustrant les circonvolutions cérébrales.	73
3.4	Empreintes digitales, vue de dessus et en coupe.	74
3.5	Représentation schématique de la structure stratifiée de la peau	76
3.6	Coupe histologique d'un individu atteint de l'épidermolyse bulleuse dystrophique.	77
3.7	Propagation des primordia plumaires dans l'embryon du poulet.	78
3.8	Expression de la protéine BMP dans une zone ptilogène de l'embryon du poulet.	79
3.9	Schéma illustrant les notations du problème.	80
3.10	Fondation de Winkler et demi-espace élastique.	81
3.11	Solution théorique pour la formation d'une placode bidimensionnelle	83
3.12	La solution et ses dérivées, illustrant la discontinuité dans le champ de cisaillement effectif	84
3.13	Influence des non linéarités du substrat.	86
3.14	Structure stratifiée caractéristique des tumeurs.	89
3.15	Agrégat de cellules cancéreuses piégées dans une matrice d'agar.	90
3.16	Représentation schématique de la déformation axisymétrique et notations du problème.	91
3.17	Tracé des deux composantes non nulles du tenseur de contraintes de Cauchy dans l'anneau	95
3.18	Courbes de stabilité marginale pour les valeurs suivantes de $m = 2, 5, 10, 20$	100
3.19	Représentation des modes instables pour diverses valeurs des paramètres physiques	101
3.20	Longueur d'onde sélectionnée et seuil correspondant, en fonction du rapport élastique μ_I / μ_{II}	102
3.21	Longueur d'onde sélectionnée et seuil dans la limite des anneaux minces.	103
3.22	Estimation du domaine de validité du modèle film sur substrat.	104
3.23	Amplitudes relatives des composantes du champ de déplacement.	106
3.24	Représentation des solutions typiques dans la limites des anneaux minces.	107
3.25	Longueur d'onde sélectionnée et seuil dans la limite des anneaux épais.	108
3.26	Illustration du phénomène de condensation interne.	109
3.27	Phénomènes de flambages dans des problèmes similaires.	110
4.1	Fabrication d'une valve d'hydrogel pour des applications en microfluidique.	116
4.2	Hydrogel superabsorbant.	117
4.3	Synthèse du polyacrylamide	118
4.4	Dépendance de la rigidité du gel en fonction de la concentration en bisacrylamide.	119
4.5	Schéma du protocole expérimental de synthèse des hydrogels.	121

4.6	Expérience préliminaire.	122
4.7	Détail d'un point cuspidal à l'issu du processus de gonflage.	123
4.8	Schéma du dispositif expérimental	125
4.9	Exemples d'instabilité et résultats expérimentaux pour le système modèle de tumeur.	127
4.10	Résultats expérimentaux pour le système modèle de tumeur.	128
4.11	Deux séquences classiques de l'évolution du système pour des rapports d'aspect initiaux similaires mais des rapport élastiques différents.	129
4.12	Système à la frontière entre les deux régimes d'instabilités.	130
4.13	Expérience de flambage de gel sur substrat mou.	131
4.14	Emergence de plis à la surface libre d'une couche de gel.	132
4.15	Représentation schématique du processus de gonflage.	134
4.16	Variation d'épaisseur en fonction du potentiel chimique	137
4.17	Variation du taux de gonflage du gel dans l'espace.	138
4.18	Tracé des deux composantes non nulles du tenseur de contraintes de Cauchy dans l'anneau pour le modèle poroélastique	139
4.19	Longueur d'onde sélectionnée et seuil correspondant dans le modèle poroélastique	142
4.20	Structures observées et prédictions théoriques pour une même épaisseur initiale et quelques valeurs du paramètre élastique.	143
4.21	Résultats expérimentaux et comparaison avec le modèle poroélastique.	144
4.22	Longueur d'onde sélectionnée en fonction du rapport élastique μ_I/μ_{II} , dans la limite des anneaux minces pour le modèle poroélastique.	145
4.23	Variation relative de la dilatation et décomposition spinodale.	146

LISTE DES TABLEAUX

1.1	Quelques exemples de densités d'énergie élastique couramment utilisées.	28
3.1	Quelques mesures des propriétés biomécaniques de la peau, mesurée en MPa. .	88
4.1	Compositions chimiques employées dans les différentes expériences.	126

Bibliographie

- ALBERTS B, BRAY D, LEWIS J, RAFF M, ROBERTS K et WATSON JD. *Molecular Biology of the Cell*. Garland Science, New York, troisième édition, 1994. 55
- ALI AE-H, SHAWKY HA, ABD EL REHIM HA et HEGAZY EA. Synthesis and characterization of pvp/aac copolymer hydrogel and its applications in the removal of heavy metals from aqueous solution. *Eur. Polym. J.*, **39**(12) : 2337–2344, 2003. 117
- ALLEN HG. *Analysis and Design of Structural Sandwich Panels*. Pergamon Press, New York, 1969. 104
- AMBROSI D et GUANA F. Stress modulated growth. *Math. Mech. Solids*, **12**(3) : 319–343, 2007. 17
- ASHE HL et BRISCOE J. The interpretation of morphogen gradients. *Development*, **133**(3) : 385–394, 2006. 9
- AUDOLY B. Stability of straight delamination blisters. *Phys. Rev. Lett.*, **83** : 4124–4127, 1999. 71
- AUDOLY B. The self-similar rippling of leaf edges and torn plastic sheets. *Europhys. News*, **35**(5) : 145–148, 2004. 57
- AUDOLY B et BOUDAUD A. Self-similar structures near boundaries in strained systems. *Phys. Rev. Lett.*, **91** : 086105, 2003. 57, 59
- AUDOLY B et BOUDAUD A. Buckling of a stiff film bound to a compliant substrate-part i : formulation, linear stability of cylindrical patterns, secondary bifurcations. *J. Mech. Phys. Solids*, **56** : 2401–2421, 2008. 81
- AUDOLY B et POMEAU Y. *Elasticity and geometry : from hair curls to the nonlinear response of shells*. Oxford University Press, Oxford, 2010. 59
- AUDOLY B, ROMAN B et POCHEAU A. Secondary buckling patterns of a thin plate under in plane compression. *Eur. Phys. J. B*, **27** : 7–10, 2002. 71
- BAKER J et GARROD D. Epithelial cells retain junctions during mitosis. *J. Cell Sci.*, **104** : 415–425, 1993. 77
- BARRON D H. An experimental analysis of some factors involved in the development of the fissure pattern of the cerebral cortex. *J. Exp. Zool.*, **113** : 553–581, 1950. 73

- BASKIN TI. Anisotropic expansion of the plant cell wall. *Annu. Rev. Cell Dev. Biol.*, **21** : 203–222, 2005. 66
- BEATTY MF. Topics in finite elasticity : hyperelasticity of rubber, elastomers, and biological tissues - with examples. *Appl. Mech. Rev.*, **40** : 1699–1734, 1987. 27
- BEEBE DJ, MOORE JS, BAUER JM, YU Q, LIU RH, DEVADOSS C et JO B-H. Functional structures for autonomous flow control inside microfluidic channels. *Nature*, **404** : 588–590, 2000. 117
- BEN AMAR M et CIARLETTA P. Swelling instability of surface-attached gels as a model of soft tissue growth under geometric constraints. *J. Mech. Phys. Solids*, **58** : 935–954, 2010. 107, 124
- BEN AMAR M et GORIELY A. Growth and instability in elastic tissues. *J. Mech. Phys. Solids*, **53** : 2284–2319, 2005. 31
- BEN AMAR M et POMEAU Y. Crumpled paper. *Proc. R. Soc. A*, **453** : 729–755, 1997. 53, 64, 65, 85
- BEN-JACOB E. From snowflake to growth of bacterial colonies II : Cooperative formation of complex colonial patterns. *Contemp. Phys.*, **38** : 205–241, 1997. 19
- BENKOVA E, IVANCHENKO MG, FRIML J, SHISHKOVA S et DUBROVSKY JG. A morphogenetic trigger : is there an emerging concept in plant developmental biology? *Trends Plant Sci.*, **14** : 189–193, 2009. 9
- BERGER S. *Photo-Atlas of living Dasycladales*. Carnets de Geologie, Brest, 2006. 63
- BIOT MA. Bending of an infinite beam on an elastic foundation. *J. Appl. Mech.*, **4** : A1–A7, 1937. 85
- BIOT MA. General theory of three-dimensional consolidation. *J. Appl. Phys.*, **12**(2) : 155–164, 1941. 133
- BIOT MA. Surface instability of rubber in compression. *Appl. Sci. Res.*, **12A** : 168–182, 1963. 106, 107
- BONNEVIE K. Die ersten entwicklungstadien der papillarmuster der menschlichen fingerballen. *Nyt Mag. Naturvidensk.*, **68** : 19–56, 1927. 74
- BORRADORI L et SONNENBERG A. Structure and function of hemidesmosomes : more than simple adhesion complexes. *J. Invest. Dermatol.*, **112** : 411–418, 1999. 75
- BOUÉ L, ADDA-BEDIA M, BOUDAUD A, CASSANI D, COUDER Y, EDDI A et TREJO M. Spirals in the packing of flexible structures. *Phys. Rev. Lett.*, **97** : 166104, 2006. 71, 72
- BOUDOU T, OHAYON J, PICART C et TRACQUI P. An extended relationship for the characterization of young's modulus and poisson's ratio of tunable polyacrylamide gels. *J. Rheol.*, **43**(6) : 721–728, 2006. 119
- BOYCE MC et ARRUDA EM. Swelling and mechanical stretching of elastomeric materials. *Math. Mech. Solids*, **6** : 641–659, 2001. 136

- BRACKENBURY JH. Wing folding and free-flight kinematics in coleoptera (insecta) : a comparative study. *J. Zool.*, **232** : 253–283, 1994. 71
- BURKOWSKI FJ. A computer simulation of the growth of a tumor in vitro. *Comput. Prog. Biomed.*, **7** : 203–210, 1977. 111
- BYRNE C, HARDMAN MJ et NIELD K. Covering the limb - formation of the integument. *J. Anat.*, **202** : 113–124, 2003. 75, 76
- BYRNE HM. The effect of time delays on the dynamics of avascular tumour growth. *Math. Biosci.*, **144** : 83–117, 1997. 111
- CARPENTER G et COHEN S. Epidermal growth factor. *J. Biol. Chem.*, **265**(14) : 7709–7712, 1990. 9
- CERDA E, CHAIEB S, MELO F et MAHADEVAN L. Conical dislocations in crumpling. *Nature*, **401** : 46–49, 1999. 65
- CERDA E et MAHADEVAN L. Conical surfaces and crescent singularities in crumpled sheets. *Phys. Rev. Lett.*, **80** : 2358–2361, 1998. 65, 85
- CERDA E et MAHADEVAN L. Geometry and physics of wrinkling. *Phys. Rev. Lett.*, **90** : 074302–074305, 2003. 83
- CERDA E et MAHADEVAN L. Confined elastic developable surfaces : cylinders, cones and the elastica. *Proc. R. Soc. A*, **461** : 671–700, 2005. 64
- CERKAUSKAS R, Tomato yellow leaf curl virus (TYLCV). Rapport technique, AVRDC, 2004. 39
- CHADWICK P et OGDEN RW. On the definition of elastic moduli. *Arch. Ration. Mech. Anal.*, **44** : 41–53, 1971. 31
- CHAN LS. Human skin basement membrane in health and in autoimmune diseases. *Front. Biosci.*, **2** : 343–352, 1997. 75
- CHEN X et HUTCHINSON JW. Herringbone buckling patterns of compressed thin films on compliant substrates. *J. Appl. Mech.*, **71** : 597–603, 2004. 153
- CHEN Y et ZHAO X. Shaping limbs by apoptosis. *J. Exp. Zool.*, **282** : 691–702, 1998. 10
- CHIGNOLA R, SCHENETTI A, ANDRIGHETTO G, CHIESA E, FORONI R, SARTORIS S, TRIDENTE G et LIBERATI D. Forecasting the growth of multicell tumour spheroids : implications for the dynamic growth of solid tumours. *Cell Proliferat.*, **33** : 219–229, 2000. 111
- CHODANKAR R, CHANG C-H, YUE T-X ZAND JIANG, SUKSAWEANG S, BURRUS LW, CHUONG C-M et WIDELITZ RB. Shift of localized growth zones contributes to skin appendage morphogenesis : role of the wnt/ β -catenin pathway. *J. Invest. Dermatol.*, **120** : 20–26, 2003. 79
- CHUONG CM, CHODANKAR R, WIDELITZ RB et JIANG TX. Evo-devo of feathers and scales : building complex epithelial appendages. *Curr. Opin. Dev. Genet.*, **10** : 449–456, 2000. 79

- CHUONG CJ et FUNG YC. Three-dimensional stress distribution in arteries. *J. Biomech. Eng.*, **105** : 268–274, 1983. 17
- CHUONG C-M. *Molecular Basis of Epithelial Appendage Morphogenesis*. R.G. Landes, Austin, 1998. 78
- CIARLET PG. A justification of the von kármán equations. *Arch. Ration. Mech. Anal.*, **73** : 349–389, 1980. 42
- CIARLETTA P, FORET L et BEN AMAR M. The radial growth phase of malignant melanoma : multi-phase modelling, numerical simulations and linear stability analysis. *J. R. Soc. Interface*, 2010. 77, 89
- CIARLETTA P, MICERA S, ACCOTO D et DARIO P. A novel microstructural approach in tendon viscoelastic modelling at the fibrillar level. *J. Biomech.*, **39**(11) : 2034–2042, 2006. 27
- CIARLETTA P, MICERA S et DARIO P. Pseudo-hyperelastic model of tendon hysteresis from adaptive recruitment of collagen type I fibrils. *Biomaterials*, **29**(6) : 764–770, 2008. 27
- COEN E, ROLLAND-LAGAN AG, MATTHEWS M, BANGHAM JA et PRUSINKIEWICZ P. The genetics of geometry. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, **101** : 4728–4735, 2004. 36, 38, 60
- COMAN CD. Inhomogeneities and localised buckling patterns. *IMA J. Appl. Math.*, **71** : 133–152, 2006. 83
- COMAN CD et DESTRADE M. Asymptotic results for bifurcations in pure bending of rubber blocks. *Q. J. Mech. Appl. Math.*, **61** : 395–414, 2008. 112
- COULOMBE PA, KERNS ML et FUCHS E. Epidermolysis bullosa simplex : a paradigm for disorders of tissue fragility. *J. Clin. Invest.*, **119**(7) : 1784–1793, 2009. 77
- COUTURIER E, COURRECH DU PONT S et DOUADY S. A global regulation inducing the shape of growing folded leaves. *PLoS One*, **4**(11) : e7968, 2009. 71, 72
- COWIN SC. The mechanical and stress adaptive properties of bone. *Ann. Biomed. Eng.*, **11** : 263–295, 1983. 17
- COWIN SC. Bone poroelasticity. *J. of Biomech.*, **32** : 218–238, 1999. 136
- COWIN SC. Tissue growth and remodeling. *Annu. Rev. Biomed. Eng.*, **6** : 77–107, 2004. 22
- COWIN SC et HEGEDUS DM. Bone remodeling I : A theory of adaptive elasticity. *J. Elasticity*, **6** : 313–325, 1976. 17, 22
- CRAIG D, KRAMMER A, SCHULTEN K et VOGEL V. Comparison of the early stages of forced unfolding for fibronectin type iii modules. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, **98** : 5590–5595, 2001. 11
- CRAUK O et DOSTATNI N. Bicoid determines sharp and precise target gene expression in the drosophila embryo. *Curr. Biol.*, **15** : 1888–1898, 2005. 9

- CRAWFORD BC, NATH U, CARPENTER R et COEN E. Cinnamyl controls both cell differentiation and growth in petal lobes and leaves of *Antirrhinum*. *Plant Physiol.*, **135**(1) : 244–253, 2004. 37
- CRUYWAGEN GC, MAINI PK et MURRAY JD. Sequential pattern formation in a model for skin morphogenesis. *IMA J. Math. Appl. Med.*, **9** : 227–248, 1992. 19, 79
- CRUYWAGEN GC, MAINI PK et MURRAY JD. Biological pattern formation on two-dimensional domains : A nonlinear bifurcation analysis. *SIAM J. Appl. Math.*, **57**(6) : 1485–1509, 1997. 19, 79
- CUMMINS H. Epidermal-ridge configurations in developmental defects, with particular reference to the ontogenetic factors which condition ridge direction. *Am. J. Anat.*, **38** : 89–151, 1926. 74
- DANIELS KE, MUKHOPADHYAY S, HOUSEWORTH PJ et BEHRINGER RP. Instabilities in droplets spreading on gels. *Phys. Rev. Lett.*, **99** : 124501, 2007. 116
- D'ARCY THOMPSON W. *On growth and form : The complete revised edition*. Dover, New York, 1992. 15, 16
- DELL D et MUNGER B. The early embryogenesis of papillary (sweat duct) ridges in primate glabrous skin : the dermatotopic map of cutaneous mechanoreceptors and dermatoglyphics. *J. Comput. Neurol.*, **244** : 511–532, 1986. 74
- DESBIENS X, QUEVA C, JAFFREDO T, STEHELIN D et VANDENBUNDER B. The relationship between cell proliferation and the transcription of the nuclear oncogenes c-myc, c-myb and c-ets-1 during feather morphogenesis in the chick embryo. *Development*, **111** : 699–713, 1991. 79
- DESSAUD E, MCMAHON AP et BRISCOE J. Pattern formation in the vertebrate neural tube : a sonic hedgehog morphogen-regulated transcriptional network. *Development*, **135** : 2489–2503, 2008. 9
- DHONUKSHE P, MATHUR J, HULSKAMP M et GADELLA TWJ. Microtubule plus-ends reveal essential links between intracellular polarization and localized modulation of endocytosis during division-plane establishment in plant cells. *BMC Biology*, **3**(11), 2005. 55
- DHOUAILLY D. Dermo-epidermal interactions during morphogenesis of cutaneous appendages in amniotes. Dans *Frontier of Matrix Biology*, édité par ROBERT L, tome 4, p. 85–91, Karger, Créteil, 1977. 78
- DOLBOW J, FRIED E et JIA HD. Chemically induced swelling of hydrogels. *J. Mech. Phys. Solids*, **52**(1) : 51–84, 2004. 133
- DOUGLAS J. Solution of the problem of plateau. *Trans. Amer. Math. Soc.*, **33**(1) : 263–321, 1931. 53

- DREES F, POKUTTA S, YAMADA S, NELSON WJ et WEIS WI. α -catenin is a molecular switch that binds e-cadherin- β -catenin and regulates actin-filament assembly. *Cell*, **123** : 903–915, 2005. 13
- DRIEVER W et NÜSSLEIN-VOLHARD C. The bicoid protein determines position in the drosophila embryo in a concentration-dependent manner. *Cell*, **54** : 95–104, 1988a. 8
- DRIEVER W et NÜSSLEIN-VOLHARD C. A gradient of bicoid protein in drosophila embryos. *Cell*, **54** : 83–93, 1988b. 8
- DRIEVER W et NÜSSLEIN-VOLHARD C. The bicoid protein is a positive regulator of hunchback transcription in the early drosophila embryo. *Nature*, **337** : 138–143, 1989. 9
- DROZDOV AD et KHANINA H. A model for the volumetric growth of a soft tissue. *Math. Comput. Model.*, **25**(2) : 11–29, 1997. 22
- DUMAIS J. Can mechanics control pattern formation in plants? *Curr. Opin. Plant Biol.*, **10** : 58–62, 2007. 15
- DUMAIS J et HARRISON LG. Whorl morphogenesis in the dasycladalean algae : the pattern formation viewpoint. *Phil. Trans. R. Soc. B*, **355** : 281–305, 2000. 18, 116
- DUMAIS J, LONG SR et SHAW SL. The mechanics of surface expansion anisotropy in medicago truncatula root hairs. *Plant Physiol.*, **136** : 3266–3275, 2004. 66
- DURNING CJ et MORMAN KN. Nonlinear swelling of polymer gels. *J. Chem. Phys.*, **98**(5) : 4275–4293, 1993. 133
- EFRATI E, SHARON E et KUPFERMAN R. Elastic theory of unconstrained non-euclidean plates. *J. Mech. Phys. Solids*, **57** : 762–775, 2009. 54
- ENTOV VM. Mechanical model of scoliosis. *Mekh. Tverd. Tela*, **18** : 199–206, 1983. 22
- ERBAY HA. On the asymptotic membrane theory of thin hyperelastic plates. *Int. J. Eng. Sci.*, **35** : 151–170, 1997. 42
- ERRERA L. Über zellformen und seifenblasen. *Bot. Centralbl.*, **34** : 395–398, 1888. 15
- ESHELBY JD. The determination of the elastic field of an ellipsoidal inclusion, and related problems. *Proc. Roy. Soc. A*, **241** : 376–396, 1957. 94
- ESHELBY JD. The elastic field outside an ellipsoidal inclusion. *Proc. Roy. Soc. A*, **252** : 561–569, 1959. 94
- FARGE E. Mechanical induction of twist in the drosophila foregut/stomodaeal primordium. *Curr. Biol.*, **13** : 1365–1377, 2003. 11
- FERRY JD. *Viscoelastic properties of polymers*. Wiley, New York, 1980. 21
- FLORY PJ. Thermodynamics of high polymer solutions. *J. Chem. Phys.*, **10**(1) : 51–61, 1942. 133

- FLORY PJ. *Principles of Polymer Chemistry*. Cornell University Press, New York, 1953. 133
- FLORY PJ et REHNER J. Statistical mechanics of cross-linked polymer networks ii : swelling. *J. Chem. Phys.*, **11**(11) : 521–526, 1943. 133
- FOSTER PL. Adaptive mutation : the uses of adversity. *Annu. Rev. Microbiol.*, **47** : 467–504, 1993. 19
- FOTY RA et STEINBERG MS. The differential adhesion hypothesis : a direct evaluation. *Dev. Biol.*, **278** : 255–263, 2005. 13
- FÖPPL A. *Vorlesungen über technische Mechanik*, tome 5. Teubner, Leipzig, 1907. 42
- FUNG YC. *Biomechanics : Motion, Flow, Stress and Growth*. Springer-Verlag, New York, 1990. 20, 21
- FUNG YC. *Biomechanics : Material Properties of Living Tissues*. Springer-Verlag, New York, 1993. 20, 21
- GALEGO L et ALMEIDA J. Role of *divaricata* in the control of dorsoventral asymmetry in antirrhinum flowers. *Gene. Dev.*, **16** : 880–891, 2002. 37
- GARROD DR et COLLINS JE, Intercellular junctions and cell adhesion in epithelial cells. Dans *In Epithelial Organisation and Development.*, édité par FLEMING TP, p. 1–52, Chapman and Hall, London, 1992. 75
- GENNISSON JL, BALDEWECK T, TANTER M, CATHELINE S, FINK M, SANDRIN L, CORNILLON C et QUERLEUX B. Assessment of elastic parameters of human skin using dynamic elastography. *IEEE Trans. Ultrason. Ferroelectr. Freq. Control*, **51**(8) : 980–989, 2004. 87
- GENZER J, et GROENEWOLD J. Soft matter with hard skin : From skin wrinkles to templating and material characterization. *Soft Matter*, **2** : 310–323, 2006. 150
- GIBBS JW. *The Scientific Papers of J. Willard Gibbs.*, tome 1. Ox Bow Press, Woodbridge, 1878. 133
- GÖKTEPE S, ABILEZ OJ et KUHL E. A generic approach towards finite growth with examples of athlete's heart, cardiac dilation, and cardiac wall thickening. *J. Mech. Phys. Solids*, **58** : 1661–1680, 2010. 17, 138
- GLIOZZI AS, GUIOT C, CHIGNOLA R et DELSANTO PP. Oscillations in growth of multicellular tumour spheroids : a revisited quantitative analysis. *Cell Proliferat.*, **43** : 344–353, 2010. 111
- GOLDSTEIN R et GORIELY A. Dynamic buckling of morphoelastic filaments. *Phys. Rev. E*, **74** : 010901, 2006. 36
- GORIELY A et BEN AMAR M. Differential growth and instability in elastic shells. *Phys. Rev. Lett.*, **94** : 198103–198107, 2005. 94

- GORIELY A et BEN AMAR M. On the definition and modeling of incremental, cumulative, and continuous growth laws in morphoelasticity. *Biomech. Model. Mechanobiol.*, **6** : 289–296, 2007. 22
- GORIELY A, DESTRADE M et BEN AMAR M. Instabilities in elastomers and in soft tissues. *Q. J. Mech. Appl. Math.*, **59** : 615–630, 2006. 94
- GORIELY A, ROBERTSON-TESSI M, TABOR M et VANDIVER R, *Elastic Growth Models*. Springer, New York, première édition, 2008. 36
- GORIELY A et TABOR M. Self-similar tip growth in filamentary organisms. *Phys. Rev. Lett.*, **90**(10) : 108101, 2003. 36
- GRAY A. *Modern Differential Geometry of Curves and Surfaces*. CRC Press, Boca Raton, 1993. 52
- GRAY H. *Anatomy of the human body*. Lea & Febiger, Philadelphia, 1918. 73
- GREEN AE et ADKINS JE. *Large elastic deformations*. Oxford University Press, Oxford, 1970. 21, 31
- GREEN AE et ZERNA W. *Theoretical Elasticity*. Dover, New York, 1992. 31
- GREEN PB. Transductions to generate plant form and pattern : An essay on cause and effect. *Ann. Bot.*, **78** : 269–297, 1996. 8, 62
- GROSSMAN W. Cardiac hypertrophy : useful adaptation or pathological process. *Am. J. Med.*, **69** : 576–583, 1980. 17
- GUHA U, GOMES WA, KOBAYASHI T, PESTELL RG et KESSLER JA. In vivo evidence that bmp signaling is necessary for apoptosis in the mouse limb. *Dev. Biol.*, **249**(1) : 108–120, 2002. 10
- HAASS NK et HERLYN M. Normal human melanocyte homeostasis as a paradigm for understanding melanoma. *J. Invest. Derm. Symp. P.*, **10** : 153–163, 2005. 89
- HABIB S, MOLINA-PARIS C et DEISBOECK TS. Complex dynamics of tumors : modeling an emerging brain tumor system with coupled reaction-diffusion equations. *Physica A*, **327** : 501–524, 2003. 90
- HAMILL OP et MARTINAC B. Molecular basis of mechanotransduction in living cells. *Physiol. Rev.*, **81** : 685–740, 2001. 11
- HAROLD FM. How hyphae grow : morphogenesis explained. *Protoplasm*, **197** : 137–147, 1997. 36
- HAUGHTON DM. On non-existence of cavitation in incompressible elastic membranes. *Q. J. Mech. Appl. Math.*, **39** : 289–296, 1986. 54
- HAUGHTON DM. Cavitation in compressible elastic membranes. *Int. J. Engng. Sci.*, **28** : 163–168, 1990. 54

- HAUGHTON DM, Elastic membranes. Dans *Finite Elasticity : Theory and Applications.*, édité par OGDEN RW et FU Y-B, p. 233–268, Cambridge University Press, Cambridge, 2001. 44, 54
- HAUGHTON DM et OGDEN RW. On the incremental equations in non-linear elasticity - I. membrane theory. *J. Mech. Phys. Solids*, 26 : 93–110, 1978a. 31
- HAUGHTON DM et OGDEN RW. On the incremental equations in non-linear elasticity - II. bifurcation of pressurized spherical shells. *J. Mech. Phys. Solids*, 26 : 111–138, 1978b. 31
- HAUGHTON DM et OGDEN RW. Bifurcation of inflated circular cylinders of elastic material under axial loading - I. membrane theory for thin-walled tubes. *J. Mech. Phys. Solids*, 27 : 179–212, 1979a. 96
- HAUGHTON DM et OGDEN RW. Bifurcation of inflated circular cylinders of elastic material under axial loading - II. exact theory for thick-walled tubes. *J. Mech. Phys. Solids*, 27 : 489–512, 1979b. 96
- HAYASHI T et CARTHEW RW. Surface mechanics mediate pattern formation in the developing retina. *Nature*, 431 : 647–652, 2004. 13, 14
- HE F, SAUNDERS TE, WEN Y, CHEUNG D, JIAO R, TEN WOLDE PR, HOWARD M et MA J. Shaping a morphogen gradient for positional precision. *Biophys. J.*, 99 : 697–707, 2005. 57
- HENDRICKS FM. *Mechanical behaviour of human epidermal and dermal layers in vivo*. Universiteitsdrukkerij Technische Universiteit Eindhoven, Eindhoven, 2005. 88
- HILBERT D et COHN-VOSSEN S. *Geometry and the imagination*. Chelsea Publishing Company, New York, 1952. 53
- HIROTSU S. Static and time-dependent properties of polymer gels around the volume phase transition. *Phase Transit.*, 47 : 183–240, 1994. 119
- HOLZAPFEL GA, GASSER CT et OGDEN RW. A new constitutive framework for arterial wall mechanics and a comparative study of material models. *J. Elasticity*, 61 : 1–48, 2000. 27
- HONG W, LIU Z et SUO Z. Inhomogeneous swelling of a gel in equilibrium with a solvent and mechanical load. *Int. J. Solids Struct.*, 46 : 3282–3289, 2009. 133
- HONG W, ZHAO X, ZHOU J et SUO Z. A theory of coupled diffusion and large deformation in polymeric gels. *J. Mech. Phys. Solids*, 56 : 1779–1793, 2008. 133, 154
- HORKAY F et MCKENNA GB, Polymer networks and gels. Dans *Physical Properties of Polymers Handbook.*, édité par MARK JE, p. 497–523, Springer, New York, 2007. 136
- HOUCHMANDZADEH B, WIESCHAUS E et LEIBLER S. Establishment of developmental precision and proportions in the early drosophila embryo. *Nature*, 415 : 798–802, 2002. 9
- HSU FH. The influences of mechanical loads on the form of a growing elastic body. *J. Biomech.*, 1 : 303–311, 1968. 22

- HSU MY, MELER FE, HSU JY, VAN BELLE P, ELDER DE et HERLYN M. E-cadherin expression in melanoma cells restores keratinocyte-mediated growth control and down-regulates expression of invasion-related adhesion receptors. *Am. J. Pathol.*, **156**(5) : 1515–1525, 2000. 89
- HUANG H, KAMM RD et LEE RT. Cell mechanics and mechanotransduction : pathways, probes, and physiology. *Am. J. Physiol. Cell Physiol.*, **287**(1) : C1–C11, 2004. 11
- HUANG J, JUSZKIEWICZ M, DE JEU WH, CERDA E, EMRICK T, MENON N et RUSSELL TP. Capillary wrinkling of floating thin polymer films. *Science*, **317** : 650–653, 2007. 110
- HUGGINS ML. Solutions of long chain compounds. *J. Chem. Phys.*, **9**(5) : 440, 1941. 133
- HUMPHREY JD. Continuum biomechanics of soft biological tissues. *Proc. Roy. Soc. A*, **459** : 3–46, 2003. 21
- HWA T et KARDAR M. Evolution of surface patterns on swelling gels. *Phys. Rev. Lett.*, **61** : 106–109, 1988. 106
- JAEGER J et MARTINEZ-ARIAS A. Getting the measure of positional information. *PLoS Biology*, **7**(3) : e1000081, 2009. 9
- JINGUGI Y et ISHIKAWA H. Electron microscopic observations on the maintenance of the tight junction during cell division in the epithelium of the mouse small intestine. *Cell Struct. Funct.*, **17** : 27–37, 1992. 77
- KENDALL MAF, CHONG YF et COCK A. The mechanical properties of the skin epidermis in relation to targeted gene and drug delivery. *Biomaterials*, **28**(33) : 4968–4977, 2007. 21
- KESSLER S, SEIKI S et SINHA N. Xcl1 causes delayed oblique periclinal cell divisions in developing maize leaves, leading to cellular differentiation by lineage instead of position. *Development*, **129** : 1859–1869, 2002. 56
- KING RN, ANDRADE JD, MA SM, GREGONIS DE et BROSTROM LR. Interfacial tensions at acrylic hydrogel-water interfaces. *J. Colloid. Interf. Sci.*, **103**(1) : 62–75, 1985. 120
- KIRKER KR, LUO Y, NIELSON JH, SHELBY J et PRESTWICH GD. Glycosaminoglycan hydrogel films as bio-interactive dressings for wound healing. *Biomaterials*, **23** : 3661–3671, 2002. 117
- KLEIN Y, EFRATI E et SHARON E. Shaping of elastic sheets by prescription of non-euclidian metrics. *Science*, **315** : 1116–1120, 2007. 40, 54, 62
- KOBAYASHI H, KRESLING B et VINCENT JFV. The geometry of unfolding tree leaves. *Proc. R. Soc. B*, **265** : 147–154, 1998. 71
- KOLLMANN A. *Der Tastapparat der Menschlichen Rassen und der Affen in Seiner Entwicklung und Gliederung*. Voss Verlag, 1883. 74
- KONDO S. The reaction-diffusion system : a mechanism for autonomous pattern formation in the animal skin. *Genes Cells*, **7** : 535–541, 2002. 19, 79

- KRÖNER E. Allgemeine kontinuumstheorie der versetzungen und eigenspannungen. *Arch. Ration. Mech. Anal.*, **4** : 273–334, 1960. 26
- KRUSE K et JÜLICHER F. Actively contracting bundles of polar filaments. *Phys. Rev. Lett.*, **85** : 1778–1781, 2000. 116
- KRUSE K, JOANNY JF, JÜLICHER F, PROST J et SEKIMOTO K. Generic theory of active polar gels : a paradigm for cytoskeletal dynamics. *Eur. Phys. J. E*, **16**(1) : 5–16, 2005. 116
- KÜCKEN M et NEWELL AC. A model for fingerprint formation. *Europhys. Lett.*, **68** : 141–146, 2004. 74
- KÜCKEN M et NEWELL AC. Fingerprint formation. *J. Theor. Biol.*, **235** : 71–83, 2005. 74
- KUWAZURU O, SAOTHONG J et YOSHIKAWA N. Mechanical approach to aging and wrinkling of human facial skin based on multistage buckling theory. *Med. Eng. Phys.*, **30** : 516–522, 2008. 88
- LANDAU L et LIFCHITZ E. *Théorie de l'élasticité*. Mir, Moscou, 1990. 42
- LE GROS CLARK W. *Essays on growth and form*. Oxford University Press, Oxford, 1945. 73
- LECUIT T et LENNE PF. Cell surface mechanics and the control of cell shape, tissue patterns and morphogenesis. *Nat. Rev. Mol. Cell Biol.*, **8** : 633–644, 2007. 12
- LEE EH. Elastic-plastic deformation at finite strains. *J. Appl. Mech.*, **36** : 1–6, 1969. 26
- LEE JM, DEDHAR S, KALLURI R et THOMPSON EW. The epithelial-mesenchymal transition : new insights in signaling, development, and disease. *J. Cell Biol.*, **172** : 973–981, 2006. 12
- LEE KY et MOONEY DJ. Hydrogels for tissue engineering. *Chem. Rev.*, **101**(7) : 1869–1879, 2001. 116
- LI H, LUO R, BIRGERSSON E et LAM KY. Modeling of multiphase smart hydrogels responding to pH and electric voltage coupled stimuli. *J. Appl. Phys.*, **101**(11) : 114905, 2007. 133
- LIN CM, JIANG TX, WIDELITZ RB et CHUONG CM. Molecular signaling in feather morphogenesis. *Curr. Opin. Cell Biol.*, **18**(6) : 730–741, 2006. 79
- LIPPONEN P, LEPPÄNEN T, KOUKO J et HÄMÄLÄINEN J. Elasto-plastic approach for paper clocking phenomenon : on the importance of moisture gradient. *Int. J. Solids Struct.*, **45** : 3596–3609, 2008. 57
- LIU SQ et FUNG YC. Relationship between hypertension, hypertrophy, and opening angle of zero-stress state of arteries following aortic constriction. *J. Biomed. Eng.*, **111** : 325–335, 1989. 17
- LLOYD CW. How does the cytoskeleton read the laws of geometry in aligning the division plane of plant cells ? *Development*, **1** : 55–65, 1991. 15

- LOBKOVSKY A E. Boundary layer analysis of the ridge singularity in a thin plate. *Phys. Rev. E*, **53** : 3750–3759, 1996. 54, 85
- LUBARDA VA. Constitutive theories based on the multiplicative decomposition of deformation gradient : Thermoelasticity, elastoplasticity and biomechanics. *Appl. Mech. Rev.*, **57** : 95–108, 2004. 22, 26
- LUO D, CARPENTER R, COPSEY L, VINCENT C, CLARK J et COEN E. Control of organ asymmetry in flowers of *antirrhinum*. *Cell*, **99** : 367–376, 1999. 37
- LUO D, CARPENTER R, VINCENT C, COPSEY L et COEN E. Origin of floral asymmetry in *antirrhinum*. *Nature*, **383** : 794–799, 1996. 37
- MA D, YANG C-H, MCNEILL H, SIMON MA et AXELROD JD. Fidelity in planar cell polarity signalling. *Nature*, **421** : 543–546, 2003. 38
- MAENO T, KOBAYASHI K et YAMAZAKI N. Relationship between the structure of human finger tissue and the location of tactile receptors. *JSME Int J., Ser. C*, **41**(1) : 94–100, 1998. 88
- MARDER M, DEEGAN RD et SHARON E. Crumpling, buckling and cracking : elasticity of thin sheets. *Phys. Today*, **60** : 33–38, 2007. 54
- MARDER M et PAPANICOLAOU N. Geometry and elasticity of strips and flowers. *J. Stat. Phys.*, **125**(5-6) : 1069–1096, 2006. 54
- MARLER JJ, UPTON J, LANGER R et VACANTI JP. Transplantation of cells in matrices for tissue regeneration. *Adv. Drug. Deliv. Rev.*, **33** : 165–182, 1998. 116
- MATSUMOTO T et HAYASHI K. Stress and strain distribution in hypertensive and normotensive rat aorta considering residual strain. *J. Biomech. Eng.*, **118** : 62–73, 1996. 17
- MATSUMURA Y, IKUTA N, NAGAYAMA K et MATSUMOTO T. Uniaxial tensile properties of horny layer, epidermis and dermis of guinea pigs. *Nihon Kikai Gakkai Nenji Taikai Koen Ronbunshu*, **5** : 39–40, 2003. 87, 88
- MATZELLE TR, GEUSKENS G et KRUSE N. Elastic properties of poly(n-isopropylacrylamide) and poly(acrylamide) hydrogels studied by scanning force microscopy. *Macromolecules*, **36**(8) : 2926–2931, 2003. 119
- MAYERSON PL et FALLON JF. The spatial pattern and temporal sequence in which feather germs arise in the white leghorn chick embryo. *Dev. Biol.*, **109** : 259–267, 1985. 78
- MEINHARDT H. *The Algorithmic Beauty of Sea Shells*. Springer-Verlag, Berlin/Heidelberg/New York, 1998. 19
- MENTER P, Acrylamide polymerization - a practical approach. Rapport technique, Bio-Rad Laboratories, Hercules, CA, 2000. 118
- MICHON F, *Formation de la condensation dermique chez l'embryon de poulet : études in vivo, in vitro et in silico*. Thèse de doctorat, Université Grenoble I - Joseph Fournier, 1988. 79

- MÜLLER MM, BEN AMAR M et GUVEN J. Conical defects in growing sheets. *Phys. Rev. Lett.*, **101**(15) : 156104, 2008. 66
- MONTAGNA W et PARAKKAL PF. *The structure and function of skin*. Academic Press Inc., New York, troisième édition, 1974. 75
- MORA T et BOUDAUD A. Buckling of swelling gels. *Eur. Phys. J. E*, **20** : 119–124, 2006. 61, 110
- NAGAR S, PEDERSEN TJ, CARRICK KM, HANLEY-BOWDOIN L et ROBERTSON D. A geminivirus induces expression of a host dna synthesis protein in terminally differentiated plant cells. *Plant Cell*, **7** : 705–719, 1995. 39
- NAGHDI PM. A critical review of the state of finite plasticity. *ZAMP*, **41** : 315–394, 1990. 54
- NAKAMURA T, HATTORI M, KAWASAKI H, MIYAMOTO K, TOKITA M et KOMAI T. Surface tension of the polymer network of a gel. *Phys. Rev. E*, **54**(2) : 1663–1668, 1996. 120
- NATH U, CRAWFORD BCW, CARPENTER R et COEN E. Genetic control of surface curvature. *Science*, **299** : 1404–1407, 2003. 38, 39
- NGUYEN B, UPADHYAYA A, VAN OUDENAARDEN A et BRENNER MP. Elastic instability in growing yeast colonies. *Biophys. J.*, **86**(5) : 2740–2747, 2004. 155
- NICHOLS WW et O'ROURKE MF, *McDonald's Blood Flow in Arteries. Theoretical, Experimental and Clinical Principles.*, chapitre 4, p. 73–97. Arnold, London, cinquième édition, 2005. 17
- NISHIMURA NJ et MANDOLI DF. Population analysis of reproductive cell structures of acellular acetabulum. *Phycologia*, **31** : 351–358, 1992. 62
- NORAMLY S et MORGAN BA. Bmps mediate lateral inhibition at successive stages in feather tract development. *Development*, **125** : 3775–3787, 1998. 79
- OCHOA-ESPINOSA A, YUCEL G, KAPLAN L, PARE A, PURA N, OBERSTEIN A, PAPATSENKO D et SMALL S. The role of binding site cluster strength in bicoid-dependent patterning in drosophila. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, **102** : 4960–4965, 2005. 9
- ODLAND G, Structure of the skin. Dans *Physiology, biochemistry, and molecular biology of the skin.*, édité par GOLDSMITH LA, p. 3–62, Oxford University Press, Oxford, 1991. 75
- OGDEN RW. *Non-linear elastic deformations*. Dover, New York, 1997. 26, 27, 30, 31
- OMENS JH et FUNG YC. Residual strain in rat left ventricle. *Circ. Res.*, **66** : 37–45, 1990. 17
- ONO T, SUGIMOTO T, SHINKAI S et SADA K. Lipophilic polyelectrolyte gels as super-absorbent polymers for nonpolar organic solvents. *Nat. Mater.*, **6**(6) : 429–433, 2007. 117
- ONUKI A. Theory of pattern formation in gels : Surface folding in highly compressible elastic bodies. *Phys. Rev. A*, **39** : 5932–5948, 1989. 106

- PAPIR Y, HSU K et WILDNAUER R. The mechanical properties of stratum corneum i : the effect of water and ambient temperature on the tensile properties of newborn rat stratum corneum. *Biochim. Biophys. Acta*, **399** : 170–180, 1975. 87, 88
- PARK AC et BADDIEL CB. Rheology of stratum corneum I : a molecular interpretation of the stress-strain curve. *J. Soc. Cosmet. Chem.*, **23** : 3–12, 1972. 87
- PAUCHARD L et COUDER Y. Invagination during the collapse of an inhomogeneous spheroidal shell. *Europhys. Lett.*, **66**(5) : 667–673, 2004. 41
- PIPKIN AC. Integration of an equation in membrane theory. *Z. Angew. Math. Phys.*, **19** : 818–819, 1968. 54
- PIPKIN AC. The relaxed energy density for isotropic elastic membranes. *IMA J. Appl. Math.*, **36** : 85–99, 1986. 54
- PIPKIN AC. Relaxed energy density for large deformations of membranes. *IMA J. Appl. Math.*, **52** : 297–308, 1994. 54
- POMEAU Y. Papier froissé. *C.R. Acad. Sci. Paris Sér. I Math.*, **320** : 975–979, 1995. 53
- PROST-SQUARCIONI C, HELLER M et FRAITAG S. Histologie et histophysiologie de la peau et de ses annexes. *Ann. Dermatol. Vener.*, **132** : 8S5–48, 2005. 75
- QIU Y et PARK K. Environment-sensitive hydrogels for drug delivery. *Adv. Drug. Deliv. Rev.*, **53** : 321–339, 2001. 117
- REIHSNER R, BALOGH B et MENZEL EJ. Two-dimensional elastic properties of human skin in terms of an incremental model at the in vivo configuration. *Med. Eng. Phys.*, **17**(4) : 340–313, 1995. 21
- REINHARDT MO. Das wachsthum der pilzhyphen. *Jahrbücher für wissenschaftliche botanik.*, **23** : 479–566, 1892. 36
- RIBE NM. Periodic folding of viscous sheets. *Phys. Rev. E*, **68**(3) : 036305, 2003. 36
- RICHTMAN D, STEWART R, HUTCHINSON J et CAVINESS VJR. Mechanical model of brain convolitional development. *Science*, **189** : 18–21, 1975. 74
- RIVLIN RS et SAUNDERS DW. Large elastic deformations of isotropic materials VII. experiments on the deformation of rubber. *Phil. Trans. R. Soc. A*, **243** : 251–288, 1951. 21
- RODRIGUEZ AK, HOGER A et McCULLOCH A. Stress-dependent finite growth in soft elastic tissue. *J. Biomech.*, **27** : 455–467, 1994. 22, 25, 151
- ROGULJA D et IRVINE KD. Regulation of cell proliferation by a morphogen gradient. *Cell*, **123** : 449–461, 2005. 9
- ROLLAND-LAGAN AG, BANGHAM JA et COEN E. Growth dynamics underlying petal shape and asymmetry. *Nature*, **422** : 161–163, 2003. 38

- ROY C. The elastic properties of the arterial wall. *Phil. Trans. R. Soc. B*, **99** : 1–31, 1880. 20
- SADLER TW. *Langman's Medical Embryology*. Williams and Wilkins, Baltimore, septième édition, 1995. 10
- SEKIMOTO K et KAWASAKI K. Nonlinear elastic network model of swelling gels. *J. Phys. Soc. Jpn*, **57** : 2594–2597, 1988. 106
- SENGEL P. *Morphogenesis of Skin*. Cambridge University Press, Cambridge, 1976. 78
- SERIKAWA KA et MANDOLI DF. An analysis of morphogenesis of the reproductive whorl of acetabularia acetabulum. *Planta*, **207** : 96–104, 1998. 62, 63
- SHARON E, ROMAN B, MARDER M, SHIN SH et SWINNEY HL. Mechanics : buckling cascades in free sheets. *Nature*, **419** : 519–580, 2002. 57
- SKALAK R, Growth as a finite displacement field. Dans *Proceedings of the IUTAM Symposium on Finite Elasticity (1981)*, édité par CARLSON DE et SHIELD RT, Martinus Nijhoff, The Hague, 1981. 21
- SKALAK R, TOZEREN A, ZARDA RP et CHIEN S. Strain energy function of red blood cell membranes. *Biophys. J.*, **13** : 245–264, 1973. 20
- SKALAK R, ZARGARYAN S, JAIN RK, NETTI PA et HOGER A. Compatibility and the genesis of residual stress by volumetric growth. *J. Math. Biol.*, **34** : 889–914, 1996. 26
- SPENCER AJM. *Deformations of Fibre-reinforced Materials*. Oxford University Press, 1972. 27
- SPENCER AJM, Constitutive theory for strongly anisotropic solids. Dans *Continuum Theory of the Mechanics of Fibre-reinforced Composites.*, édité par SPENCER AJM, CISM Courses and Lectures, tome 282, p. 1–32, Springer-Verlag, Vienna, 1984. 27
- STEIGMANN DJ. Cavitation in elastic membranes. *J. Elasticity.*, **28** : 277–287, 1992. 54
- STEIN AA. The deformation of a rod of growing biological material under longitudinal compression. *J. Appl. Math. Mech.*, **59** : 139–146, 1995. 22
- STEINBERG MS, The problem of adhesive selectivity in cellular interactions. Dans *Cellular Membranes in Development.*, édité par LOCKE M, p. 321–366, Academic Press, New York, 1964. 13
- STOOP N, WITTEL FK, BEN AMAR M, MÜLLER MM et HERRMANN HJ. Self-contact and instabilities in the anisotropic growth of elastic membranes. *Phys. Rev. Lett.*, **105**(6) : 068101, 2010. 66
- STRUHL G, STRUHL K et MACDONALD PM. The gradient morphogen bicoid is a concentration-dependent transcriptional activator. *Cell*, **57** : 1259–1273, 1989. 9
- SULTAN E et BOUDAUD A. Statistics of crumpled paper. *Phys. Rev. Lett.*, **96**(13) : 136103, 2006. 132

- SULTAN E et BOUDAUD A. The buckling of a swollen thin gel layer bound to a compliant substrate. *J. Appl. Mech.*, **75** : 051002, 2008. 81, 83, 105, 117, 131, 143
- SWARUP R, MARCHANT A et BENNETT MJ. Auxin transport : providing a sense of direction during plant development. *Biochem. Soc. Trans.*, **28** : 481–448, 2000. 38
- TABATA T et TAKEI Y. Morphogens, their identification and regulation. *Development*, **131** : 703–712, 2004. 9
- TABER L. Biomechanics of growth, remodeling and morphogenesis. *Appl. Mech. Rev.*, **48** : 487–545, 1995. 8, 21
- TABER LA. Biomechanical growth laws for muscle tissue. *J. Theor. Biol.*, **193** : 201–213, 1998. 17
- TABER LA, HU N, PEXIEDER T, CLARK EB et KELLER BB. Residual strain in the ventricle of the stage 16-24 chick embryo. *Circ. Res.*, **72** : 455–462, 1993. 17
- TABER LA et HUMPHREY JD. Stress-modulated growth, residual stress, and vascular heterogeneity. *J. Biomech. Eng.*, **123** : 528–535, 2001. 17
- TANAKA T et FILLMORE DJ. Kinetics of swelling of gels. *J. Chem. Phys.*, **70**(3) : 1214–1218, 1979. 133
- TANAKA T, HOCKER LO et BENEDEK GB. Spectrum of light scattered from a viscoelastic gel. *J. Chem. Phys.*, **59**(9) : 5151–5159, 1973. 133
- TANAKA T, SUN S-T, HIROKAWA Y, KATAYAMA S, KUCERA J, HIROSE Y et AMIYA T. Mechanical instability of gels at the phase transition. *Nature*, **325** : 796–798, 1987. 123
- TERASIMA T et TOLMACH LJ. Growth and nucleic acid synthesis in synchronously dividing populations of hela cells. *Exp. Cell Res.*, **30** : 344–362, 1963. 77
- THIERY JP. Epithelial-mesenchymal transitions in development and pathologies. *Curr. Opin. Cell Biol.*, **15** : 740–746, 2003. 12
- TODD P. A geometric model for the cortical folding pattern of simple folded brains. *J. Theor. Biol.*, **97** : 529–538, 1982. 74
- TORO R et BURNOD Y. A morphogenetic model for the development of cortical convolutions. *Cereb. Cortex*, **15** : 1900–1913, 2005. 74
- TOWNES PL et HOLTGRETER J. Directed movements and selective adhesion of embryonic amphibian cells. *J. Exp. Zool.*, **128** : 53–120, 1955. 12, 13
- TOZEREN A et SKALAK R. Interaction of stress and growth in a fibrous tissue. *J. Theor. Biol.*, **130** : 337–350, 1988. 21
- TRAN HV, CHARLEUX F, RACHIK M, EHRLACHER A et HO BA THO MC. In vivo characterization of the mechanical properties of human skin derived from mri and indentation techniques. *Comput. Meth. Biomech. Biomed. Eng.*, **10**(6) : 401–407, 2007. 88

- TREE DRP, MA D et AXELROD JD. A three-tiered mechanism for regulation of planar cell polarity. *Semin. Cell Dev. Biol.*, **13** : 217–224, 2002. 38
- TRELOAR LRG. *The physics of rubber elasticity*. Oxford University Press, Oxford, troisième édition, 1975. 21
- TRUESDELL C et NOLL W, The nonlinear field theories of mechanics. Dans *Handbuch der Physik.*, édité par FLUGGE S, tome 3, Springer-Verlag, Berlin, 1965. 21
- TRUJILLO V, KIM J et HAYWARD RC. Creasing instability of surface attached hydrogels. *Soft Matter*, **4** : 564–569, 2008. 100, 118, 132, 143
- TSAPIS N, DUFRESNE ER, SINHA SS, RIERA CS, HUTCHINSON JW, MAHADEVAN L et WEITZ DA. Onset of buckling in drying droplets of colloidal suspensions. *Phys. Rev. Lett.*, **94** : 018302, 2005. 41
- TURING AM. The chemical basis of morphogenesis. *Phil. Trans. R. Soc. B*, **237** : 37–72, 1952. 19, 79
- ULIJN RV, BIBI N, JAYAWARNA V, THORNTON PD, TODD SJ, MART RJ, SMITH AM et GOUGH JE. Bioresponsive hydrogels. *Mater. Today*, **10** : 40–48, 2007. 117
- VAISHNAV RN et VOSSOUGH J, Estimation of residual strains in aortic segments. Dans *Biomedical Engineering II - Recent Developments*, édité par HALL CW, tome 2, p. 330–333, Pergamon Press, Oxford, 1983. 17
- VAN ESSEN D. A tension-based theory of morphogenesis and compact wiring in the central nervous system. *Nature*, **385** : 313–318, 1997. 74
- VANDIVER R et GORIELY A. Tissue tension and axial growth of cylindrical structures in plants and elastic tissues. *Europhys. Lett.*, **84** : 58004, 2008. 36
- VANDIVER R et GORIELY A. Morpho-elastodynamics : the long-time dynamics of elastic growth. *J. Biol. Dyn.*, **3** : 180–195, 2009. 22
- VILLONE D, FRITSCH A, KOCH M, BRUCKNER-TUDERMAN L, HANSEN U et BRUCKNER P. Supramolecular interactions in the dermo-epidermal junction zone : anchoring fibril-collagen vii tightly binds to banded collagen fibrils. *J. Biol. Chem.*, **283**(36) : 24506–24513, 2008. 75
- VON KÁRMÁN T. *Enzyklopädie der mathematischen Wissenschaften*. Forschungsarbeiten, Berlin., 1907. 42
- WELKER W, Why does cerebral cortex fissure and fold ? a review of determinants of gyri and sulci. Dans *Cerebral cortex*, édité par JONES E et PETERS A, tome 8b, p. 3–136, Plenum Press, New York, 1990. 73, 74
- WERTHEIM MG. Mémoire sur l'élastocité et la cohésion des principaux tissus du corps humain. *Ann. Chim. Phys.*, **21** : 385–414, 1847. 20

- WICHTERLE O et LIM D. Hydrophilic gels for biological use. *Nature*, **185** : 117–118, 1960. 116
- WIDELITZ RB, JIANG T-X, CHEN CW, STOTT NS et CHUONG C-M. Wnt-7a in feather morphogenesis : involvement of anterior-posterior asymmetry and proximal-distal elongation demonstrated with an in vitro reconstitution model. *Development*, **126** : 2577–2587, 1999. 78
- WITTEN TA. Stress focusing in elastic sheets. *Rev. Mod. Phys.*, **79** : 643–675, 2007. 85
- WOLPERT L , The french flag problem : A contribution to the discussion on pattern development and regulation. Dans *Towards a theoretical biology*, édité par WADDINGTON CH, tome 2, p. 125–133, Edinburgh University Press, Edinburgh, 1968. 8
- WOLPERT L. One hundred years of positional information. *Trends Genet.*, **12** : 359–364, 1996. 9
- WU KS, VAN OSDOL WW et DAUSKARDT RH. Mechanical properties of human stratum corneum : effects of temperature, hydration, and chemical treatment. *Biomaterials.*, **27** : 785–795, 2005. 87, 88
- YEUNG T, GEORGES PC, FLANAGAN LA, MARG B, ORTIZ M, FUNAKI M, ZAHIR N, MING W, WEAVER V et JANMEY PA. Effects of substrate stiffness on cell morphology, cytoskeletal structure, and adhesion. *Cell. Motil. Cytoskeleton*, **60**(1) : 24–34, 2005. 119
- YOKOUCHI Y, SAKIYAMA J, KAMEDA T, IBA H, SUZUKI A, UENO N et KUROIWA A. Bmp-2/-4 mediate programmed cell death in chicken limb buds. *Development*, **122** : 3725–3734, 1996. 10
- ZHU Y, LUO XY et OGDEN RW. Asymmetric bifurcations of thick-walled circular cylindrical elastic tubes under axial loading and external pressure. *Intl. J. Solids Struct.*, **45** : 3410–3429, 2008. 96

Titre Morphogénèse et élasticité en géométrie mince

Résumé La croissance biologique est un ensemble de processus complexes pouvant notamment générer des contraintes mécaniques. Ces dernières contribuent, en étroite association avec les déterminants biologiques, à façonner les objets vivants. On s'est attaché dans ce travail à éclairer le couplage entre élasticité et croissance avec un accent particulier sur les objets minces, libres ou confinés.

On commence par écrire une théorie permettant de décrire les déformations d'une plaque mince soumise à un champ de croissance arbitraire. Dans cette limite géométrique, on montre que la croissance possède une interprétation simple et élégante : c'est une source de courbure moyenne et de courbure de Gauss. A titre d'illustration, on étudie à travers deux exemples d'inspiration végétale le rôle des hétérogénéités et de l'anisotropie de la croissance comme sources de déformations spontanées.

Dans un second temps, on s'intéresse à l'importance du confinement sur la croissance des corps minces et notamment le cas où ceux-ci possèdent une face libre et une face liée à un substrat. Cette situation où les conditions aux bords de l'objet sont maintenant antagonistes restreint fortement les structures atteignables et est explorée à travers un modèle mécanique de développement des mélanomes. On montre que ce type de confinement, fréquemment observé dans les tissus animaux, peut être à l'origine d'une importante focalisation des contraintes lors d'un processus de croissance.

Finalement, on réalise expérimentalement une tumeur artificielle à l'aide d'hydrogels, capables de gonfler quand on les immerge dans un solvant. A travers cette expérience, on souligne le rôle des contraintes mécaniques dans le développement tumoral et on met en exergue la distinction entre croissance biologique et gonflement. Plus généralement, cela nous permet d'aborder l'inhibition de la croissance par les contraintes et de préciser le rôle des hydrogels comme substitut des tissus biologiques.

Mots-clés biomécanique, croissance, contrainte résiduelle, élasticité non linéaire, instabilités, singularités, hydrogel, gonflement, poroélasticité

Title Morphogenesis and elasticity in thin geometry

Abstract Biological soft tissues develop mechanical stresses when they grow. In close association with biological factors, those stresses contribute to shape living objects. In this work, we have explored the coupling between growth and elasticity, with a strong focus on thin bodies, either free or confined in space.

We first derive a theory describing the deformations of a thin plate subjected to an arbitrary growth field. In this geometrical limit, the growth process has a simple and elegant interpretation : it is a source of mean and Gaussian curvatures. As an illustration of the theory, we study two example drawn from plant development and we show how the inhomogeneity and anisotropy of the growth field may result in spontaneous deformations.

In a second time we study a generic case of confined growth in which a thin sample is bounded on one side to an elastic substrate. The accessible deformations are drastically reduced and we investigate this physical situation in a mechanical model of melanoma development. In particular, we show that this confinement, frequently encountered in animal tissues, can lead to a stress focusing during growth. Using swelling hydrogels, we then realise an artificial tumor in which growth is confined at the periphery . The experimental results are coherent with observations on melanoma although important distinctions between biological growth and swelling are highlighted. We then discuss the inhibition of growth by mechanical stresses and precise the role of hydrogels as substitutes for biological tissues.

Keywords biomechanics, growth, residual stress, non-linear elasticity, instability, singularity, hydrogel, swelling, poroelasticity